COMMONWEALTH MYCOLOGICAL INSTITUTE
1 NOV 1963

BOLETIM
DA
SOCIEDADE BROTERIANA

VOL. XIII — 2.ª SÉRIE

1938-1939

Digitized by the Internet Archive
in 2025

https://archive.org/details/boletim-da-sociedade-broteriana_1938-1939_13

INSTITUTO BOTÂNICO DA UNIVERSIDADE DE COIMBRA

BOLETIM
DA
SOCIEDADE BROTERIANA

(FUNDADO EM 1880 PELO DR. JÚLIO HENRIQUES)

VOL. XIII — 2.ª SÉRIE

REDACTORES:
PROF. DR. A. FERNANDES
PROF. AUX. A. TABORDA DE MORAIS

IN MEMORIAM
DO
PROF. DR. LUIZ WITTNICH CARRISSO

1938-1939

Composição e impressão da oficina de
José de Oliveira Júnior – Alcobaça

Fotografia do Professor
Dr. Maximino Correia

PROF. LUIZ WITTNICH CARRISSO

1886-1937

NO dia 15 de Junho de 1937 Portugal foi dolorosamente surpreendido pela notícia de que, na véspera, o Prof. LUIZ CARRISSO falecera em pleno Deserto de Mossâmedes, onde se encontrava chefiando uma Missão Botânica que organizara. A infausta notícia ecoou tristemente por todo o País e todos os portugueses sentiram a perda dessa figura do mais alto relêvo moral e intelectual.

Êste inesperado acontecimento fez sangrar de dor o coração dos colaboradores do Mestre insigne e todos êles, desde o mais humilde, choraram não só a perda do Português ilustre, mas também a do Director que muito veneravam e a do Amigo a quem muito queriam.

A Sociedade Broteriana, que o Prof. LUIZ CARRISSO reorganizou e de quem era, como Presidente, o maior animador, sentiu bem a rudeza do golpe que o Destino lhe desferira e os seus Sócios choraram também a perda do Sábio que tanto contribuíu para o desenvolvimento dos estudos botânicos em Portugal e que, norteado por um ideal altamente patriótico, tanto pugnou pela ocupação científica das nossas Colónias.

A-pesar-do seu desaparecimento precoce, num momento em que o País muito tinha ainda a esperar das suas excepcionais qualidades de inteligência, amor ao trabalho e persistência no esfôrço, e das suas notáveis capacidades de organizador e realizador, a Obra do Prof. LUIZ CARRISSO é bem digna de ser posta em relêvo. Desta maneira, a Sociedade Broteriana, entidade que mais intimamente esteve ligada a essa Obra grandiosa, desejando prestar homenagem e contribuir para que seja perpetuado o nome do

grande Português que foi o Doutor LUIZ CARRISSO, resolveu que o presente número do seu Boletim fôsse consagrado à memória do Homem que tombou no seu pôsto, ao serviço da Ciência e da Nação.

E cremos ser de tôda a justiça associar aqui, com o seu, o nome da que foi a mais extremosa das Espôsas e a quem cabe um justo quinhão da glória do Prof. LUIZ CARRISSO. Dotada de uma inteligência invulgar, a Ex.ma Senhora D. ANA DE SOUSA WITTNICH CARRISSO sentia e compreendia, em tôda a sua plenitude, a grandeza da Obra a que seu Marido se devotara e a essa Obra deu ela também a sua preciosa colaboração. Colaboração de Mulher de quem o Doutor LUIZ CARRISSO recebia os aplausos que lhe eram mais caros! Colaboração de Mulher que sabe ser fonte perene de estímulo! Colaboração de Mulher que sabe consolar nos momentos em que as desilusões fazem descrer mesmo ao ânimo mais forte! Colaboração de Mulher, finalmente, que, não esquecendo jamais a sua missão de companheira do homem, não hesita, por duas vezes, em se expor às fadigas e aos riscos das viagens através de Angola, com o fim de ajudar o companheiro na execução da tarefa a que se tinha votado!

Perante tão nobre figura de Mulher, manifestamos a nossa maior admiração e o mais profundo respeito, ao mesmo tempo que nos associamos à dor imensa que lhe despedaçou o coração, quando lá longe, na trágica solidão do Deserto de Mossâmedes, viu cair para sempre a seu lado aquele que era o mais afectuoso dos Esposos.

* * *

Aos autores que tão amàvelmente se dispuseram a colaborar no presente «In Memoriam» apresentamos aqui a expressão dos nossos mais sinceros agradecimentos. O nosso reconhecimento é também extensivo aos Ex.mos Snrs. Profs. A. FERRAZ DE CARVALHO e MAXIMINO CORREIA pela gentileza com que acederam ao convite de escrever sôbre a vida e a obra do Prof. LUIZ CARRISSO.

A REDACÇÃO.

DR. LUIZ WITTNICH CARRISSO

EM nome da Direcção da Sociedade Broteriana e do Instituto Botânico da Universidade de Coimbra fui convidado a colaborar no número do respectivo Boletim, dedicado a justa homenagem de sentimento e gratidão ao Dr. LUIZ WITTNICH CARRISSO, tão inesperada e prematuramente falecido.

Não pude deixar de aceitar e agradecer êste honroso convite, embora a minha avançada idade e o estado presente da minha saúde me obrigarem a restringir a minha contribuïção a pouco mais que simples acto de presença e de boa vontade.

Acompanhei sempre a Sociedade Broteriana, desde a sua fundação pelo Dr. JÚLIO HENRIQUES em 1880, durante a sua já longa vida de 57 anos, trocando plantas e contribuindo quanto me foi possível com trabalhos originais publicados em quási todos os volumes do seu Boletim; não poderia, pois, deixar de me associar à mágoa pelo falecimento do seu segundo Presidente, que tão dignamente desempenhou êsse cargo, tentando insuflar mais vida na decrépita Sociedade pela admissão de novos sócios, iniciando uma segunda série do Boletim, procurando conservar a feição inicial pela renovação das trocas de plantas portuguesas por outras nos centros botânicos estrangeiros.

A troca de plantas entre os sócios portugueses contribuíu poderosamente, pelos subseqüentes estudos, para o conhecimento cada vez mais perfeito da flora portuguesa; a troca das nossas plantas com o estrangeiro, além de nos trazer mais elementos para comparação, permite que as

plantas portuguesas sejam citadas, no seu verdadeiro lugar do conjunto, nos trabalhos executados nos grandes centros botânicos sôbre numerosos exemplares de diversas procedências.

Como Director do Instituto Botânico, o Dr. WITTNICH CARRISSO continuou, nas suas relações exteriores, as honrosas tradições dêsse lugar, acolhendo favoràvelmente todos os que ali procuravam elementos de estudo e facilitando-lhes as suas investigações. Comigo foi sempre extremamente amável e dêle conservo as mais gratas recordações de amizade.

Entre os numerosos serviços a seu cargo, o que mais o preocupou foi o conhecimento da flora de Angola, cujos elementos existentes em Portugal eram já importantíssimos, mas que bem mereciam ser completados com herborizações novas e actualizados por uma revisão geral em que entrassem conjuntamente elementos dispersos em publicações de vários centros botânicos estrangeiros; daqui a sua ideia da publicação de uma Flora de Angola.

Os elementos fundamentais existentes em Portugal eram o riquíssimo Herbário de Welwitsch, cuja colecção principal está depositada na Universidade de Lisboa, acrescido pelas recentes herborizações de GOSSWEILER e pelos herbários africanos da Universidade de Coimbra e do Instituto Colonial.

O Dr. FREDERICO WELWITSCH era um botânico austríaco que, depois de ter permanecido alguns anos em Portugal, onde formou um herbário de plantas indígenas muito apreciável (incorporado hoje no Herbário Geral Português da Universidade de Lisboa), foi contratado pelo Govêrno português para a exploração botânica de Angola, para onde partiu a 6 de Agosto de 1853; formou um herbário angolense riquíssimo, pelo número total de colecções e número de plantas de cada uma, pelo grande número de espécies novas, pela sua primorosa preparação e pelos elementos de estudo que o acompanham — desenhos, notas, descrições, frutos, etc.

Regressou WELWITSCH à Europa em 1863 (embarcou para Londres em 15 de Outubro), trazendo consigo as suas

colecções em 42 caixotes, com a capacidade de 319 pés cúbicos (JOSÉ J. DE ALMEIDA — *O Dr. Frederico Welwitsch e a sua obra em Angola, 1.ª Parte).* Faleceu em Londres a 20 de Outubro de 1872, deixando testamento em que dispunha largamente destas colecções. Dêsse facto estranho resultou uma questão judicial, que se prolongou nos tribunais ingleses durante três anos, proposta pelo Govêrno português e em que muito favoràvelmente figurou por parte de Portugal o Dr. BERNARDINO BARROS GOMES. A sentença dos tribunais ingleses reconheceu a Portugal o direito a tôdas as colecções, ficando à sua livre vontade entregar, como dádiva, a melhor logo a seguir à principal colecção de estudo ao «British Museum». Sôbre esta colecção cedida ao Museu Britânico foi publicado mais tarde, debaixo da direcção de HIERN, um valiosíssimo Catálogo — *Catalogue of the African Plants collected by Dr. Welwitsch in 1853--61. London. — Printed by order the trustees of the British Museum, 1886-1901.*

GOSSWEILER é um botânico suíço muito conhecedor de Angola, onde tem residido por bastante tempo e cujas herborizações são importantíssimas; formam decerto com as de WELWITSCH a base do conhecimento actual da flora angolense. Há ainda a acrescentar, embora em importância bem menor quanto ao número de exemplares, diversas herborizações mais ou menos parciais, como as dos exploradores CAPELO e IVENS, SERPA PINTO, AGOSTINHO DE CARVALHO, de alguns missionários, como o Padre ANTUNES da missão da Huíla, e de vários viajantes estrangeiros, colectores de exemplares que se encontram principalmente nos Herbários de Londres e de Berlim.

Mas o Dr. WITTNICH CARRISSO desejava estudar *in loco* tão variada flora e procurar ocasião de aumentar o número das espécies conhecidas com algumas novas que encontrasse e neste propósito partiu para Angola em 1927, acompanhado pelo seu naturalista e amigo FRANCISCO ASCENSÃO MENDONÇA.

Reconhecendo que o estudo rigoroso que intentava era impossível sem recorrer aos grandes centros botânicos de Londres e Berlim, enviou aquele seu naturalista a um

e outro dêsses centros em proveitoso estágio, estabeleceu mais íntimas relações com o «British Museum», cuja colaboração obteve, e desta maneira conseguiu iniciar o seu desideratum com o 1.º fascículo do volume I do *Conspectus Florae Angolensis*, publicado no princípio dêste ano de 1937, sob forma estudada maduramente e muito lisongeira.

Com a sua inquebrantável fôrça de vontade, ainda mais estimulada pelo brilhante resultado tão auspicioso já conseguido, partiu segunda vez para Angola, em novo reconhecimento, chefiando um pequeno grupo de naturalistas, de que faziam parte o seu amigo FRANCISCO MENDONÇA e o Sr. A. W. EXELL do «British Museum», e, depois de alguns mêses de trabalho, aí faleceu repentinamente, deixando de pesado luto a ciência botânica portuguesa.

Ao desejo de bem servir o seu país sacrificou tudo e deixou um alto exemplo de rígida fôrça de vontade no cumprimento do dever. Paz à sua alma, honra à sua memória!

Quinta da Ribeira de Caparide (S. Pedro do Estoril), 29 de Julho de 1937.

† ANTÓNIO XAVIER PEREIRA COUTINHO

PROF. LUIZ CARRISSO

VENHO recordar o Prof. LUIZ CARRISSO especialmente como universitário, disposto sempre a pugnar com entusiasmo para que, em todos os campos, se engrandecesse e renovasse a sua Universidade, a velha Universidade portuguesa.

Nos meus trinta e sete anos de Professor, assisti ao desenrolar da sua vida académica: apareceu-me como aluno distinto, assisti a provas brilhantes dos actos de licenciatura e doutoramento, tive-o por colega em perto de duas dezenas de anos.

Durante o curso mostrou vigor de inteligência, tenacidade no trabalho, esplêndidas qualidades de carácter e raros primores de educação.

No tempo em que foi estudante, na Coimbra universitária de então, havia nas relações dos escolares aspectos da vida num grande colégio: convívio animado levando ao mútuo conhecimento e predispondo à generalização dos estudos e à discussão sôbre os mais variados assuntos. São vantagens, há tanto tempo reconhecidas, dos limitados meios universitários, a coeducação e a instrução universalizada. Os estudantes conheciam-se e os professores não ignoravam os estudantes. Havia regime apertado de provas, que pena foi não se corrigir e aperfeiçoar, em lugar de se banir.

A reputação dos estudantes surgia naturalmente neste meio e para ela concorriam o consenso dos contemporâneos e as provas escolares. Os maiores valores melhor se revelavam e mais fàcilmente se impunham.

Naquela geração académica destacava-se numeroso grupo de brilhantes espíritos que muito alto se afirmaram na literatura, na ciência e na política portuguesa dos últimos anos. Pela inteligência, pelo estudo, pelo aprumo de carácter e pelo trato delicado e lhano, a individualidade do Doutor CARRISSO destacava-se, não se diluía dentro dêle. Como foi entre os estudantes, assim era entre os professores.

Depois do curso, que terminou em 1908, isolou-se certo tempo, na realização do primeiro trabalho científico, destinado ao acto de doutoramento e ao concurso para assistente — estudo sôbre o plancton nas costas portuguesas. Foi assunto de duas publicações, as primeiras aparecidas em Portugal sôbre êsse ramo da oceanografia: «Materiais para o estudo do plancton na costa portuguesa, I — Flagelliae, Dinoflagelliae, Cystoflagelliae; II — Bacillariales (Diatomaceae)».

A avançada idade do grande Mestre Doutor JÚLIO HENRIQUES obrigou o seu discípulo a dedicar-se bem cedo ao ensino: fê-lo com ardor, no desenvolvimento das suas qualidades excepcionais de prelector e de educador. Acolhia os discípulos como amigos, animava-os, impulsionando-os a trabalhar e procurava aproveitar os melhores e fixá-los nos seus laboratórios.

Foi nomeado professor catedrático em 1 de Abril de 1918. No mesmo ano, aumentaram os seus encargos universitários, cabendo-lhe a direcção do Instituto Botânico, a que foi dado o nome do Doutor JÚLIO HENRIQUES, tão respeitado no mundo culto.

Recebia das mãos do seu glorioso antecessor tarefa pesada e ingrata: ampliar e renovar a obra realizada em muitos anos com proficiência e dedicação inexcedíveis. As instituïções de ensino prestigiosas, como a Universidade de Coimbra, formam geralmente o pessoal científico de que carecem. A Faculdade de Ciências encontrou no Doutor CARRISSO o sucessor digno do Doutor JÚLIO HENRIQUES. Êste, vencido pela idade, não podia auxiliá-lo e já não existiam os seus principais colaboradores, o naturalista JOAQUIM DE MARIZ e o jardineiro-chefe ADOLFO MOLLER.

O Doutor CARRISSO arcou vitoriosamente com dificul-

dades de tôda a ordem, entre as quais avultava a deficiência de dotações, sempre escassas, e então progressivamente reduzidas em relação com as novas despezas exigidas pelas reformas a realizar.

O novo Professor procurou fora do país ensinamentos que melhor o levassem a cumprir a sua missão. Passou o ano de 1920 em Genebra, na freqüência dos laboratórios do Professor ROBERT CHODAT, com o qual colaborou em dois trabalhos: *Une nouvelle théorie de la Myrmécophilie* e *La Myrmécophilie des Cordia de la section Gerascanthus.*

Vemo-lo em seguida executar com método o programa que estabelecera: melhorar o Jardim, reconstruir e aquecer as estufas, aperfeiçoar as culturas e as trocas de sementes, conseguir os meios indispensáveis para manter o pessoal numeroso, mas necessário, para os serviços. Ao mesmo tempo, intensificou as explorações botânicas em Portugal, completando os Herbários e aperfeiçoando a sua organização e conservação.

No Instituto Botânico desenvolviam-se paralelamente duas secções, uma destinada aos estudos das floras portuguesas, continental e ultramarina, outra aos trabalhos de investigação científica nos domínios da citologia, da genética e da micologia. Para esta iam-se enriquecendo de material os laboratórios, para os serviços de ambas alargava-se em grandes proporções a biblioteca.

Para dar uma ideia da actual extensão desta biblioteca, basta apresentar alguns números: no catálogo publicado em 1912 pelo Doutor JÚLIO HENRIQUES são mencionados, incluindo folhetos, livros e volumes de publicações periódicas, 4.711 volumes; em 1937, existiam cêrca de 21.800 volumes. Em 1930, entram 209 volumes de publicações periódicas; em 1936, 811 volumes.

Para êste enriquecimento muito teem contribuído, pelas suas trocas, as publicações da Sociedade Broteriana, fundada em 1880 pelo Doutor JÚLIO HENRIQUES, que por ela projectava no país a acção do seu Instituto, mantendo e excitando o amor pela ciência que professava.

Esta benemérita Sociedade foi em 1933 reorganizada

pelo Doutor CARRISSO e conta actualmente uma centena de sócios.

Em 1920, saíu o último volume, 28.°, da 1.ª série do «Boletim da Sociedade Broteriana», com a tiragem 80 exemplares; em 1935, publicou-se o volume 11.° da 2.ª série, na tiragem de 700 exemplares. Em 1930 foi publicado o 1.° volume das «Memórias» e em 1935 o 1.° do «Anuário», especialmente dedicado aos sócios, com o relato da vida da Sociedade e artigos de vulgarização.

Uma tão bela obra revivia nas mãos do novo Director do Instituto Botânico.

O Doutor CARRISSO fixou em Coimbra, onde fez exame de doutoramento, o Doutor AURÉLIO QUINTANILHA, a quem facultou os meios indispensáveis para a execução dos trabalhos apresentados para o acto de doutoramento e para o concurso como professor. O Doutor AURÉLIO QUINTANILHA, professor distintíssimo e bem conhecido investigador, honrou o Instituto Botânico, não só pelos seus trabalhos, entre os quais devemos citar os que publicou nos volumes 8.° e 10.° da 2.ª série do «Boletim da Sociedade Broteriana», *Le problème de la sexualité chez les Basidiomycètes* e *Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes*, mas também pelo impulso e assistência que prestava aos dos seus colaboradores. Era verdadeiramente o animador duma escola, da qual vemos saír trabalhos do Doutor ABÍLIO FERNANDES, como, entre outros publicados em revistas da especialidade e no «Boletim da Sociedade Broteriana», os «Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L.», inserido no volume 3.° da «Revista da Faculdade de Ciências».

O Doutor CARRISSO não abandonou a patriótica iniciativa do seu ilustre Mestre em orientar a benefício das nossas Colónias a actividade do Instituto Botânico. O Doutor JÚLIO HENRIQUES, além de fomentar certas culturas em S. Tomé, tanto se devotou ao estudo da sua flora que, em avançada idade, demoradamente percorreu essa riquíssima ilha para coligir materiais que serviram de base ao seu notável trabalho, publicado como volume 27.° do «Boletim da Sociedade Broteriana».

Também ampliou essa orientação. A investigação científica nas colónias portuguesas, *a ocupação científica das nossas colónias*, como dizia, foi o seu último e mais acarinhado sonho. Procurando realizá-lo perdeu a vida...

Em 1927 fez a primeira viagem a Angola; em 1929 organizou uma expedição com parte do pessoal superior do Instituto Botânico, professores e estudantes das Universidades e Escolas Superiores. Em 1937 partiu para a última, deixando Lisboa em Fevereiro. Quando terminava os trabalhos de campo, surpreendeu-o a morte, em 14 de Junho, no Deserto de Mossâmedes.

Tenho, como posso, defendido a atribuïção às Universidades do principal lugar no conhecimento científico das colónias. Compete-lhes organizar missões que metòdicamente estudem *in loco* o que assim possa estudar-se e colham todos os dados, reünam todo o material para que nos seus laboratórios e museus se façam estudos definitivos.

Neste sentido trabalhava a última expedição, para a qual conseguiu a colaboração do Museu Britânico nela representado pelo Sr. A. W. EXELL.

O Doutor CARRISSO era mais geógrafo explorador, especialmente da geografia botânica, do que investigador de laboratório ou de herbário. Apaixonava-o percorrer o país, visitar todos os recantos de Angola, para estudar as associações vegetais na complexidade das suas dependências mútuas e do meio físico. A morte surpreendeu-o longe ainda de se saciar de trabalho tão vasto. Quando tivesse amadurecido as suas observações, construindo imagens seguras dos conjuntos mais característicos, seriam de esperar sínteses perfeitas, que nos revelou em amostras dispersas.

Destas missões científicas a Angola guardava para si aquele elevado aspecto dos estudos botânicos, enquanto impulsionava o trabalho dos seus colaboradores no ordenamento das colecções de herbário, seguido dos trabalhos de classificação e catalogação da flora da grande colónia portuguesa.

Os exemplares coligidos pela última expedição constituem três valiosíssimas colecções, com um total de 5.030

números e cêrca de 25.000 exemplares de herbário. Sôbre as colecções organizadas anteriormente foi publicado, da autoria dos Srs. A. W. EXELL e F. A. MENDONÇA, o primeiro fascículo do «Conspectus Florae Angolensis», incluindo as famílias das Ranunculáceas às Malváceas, na seqüência de BENTHAM e HOOKER.

E assim se iria grandiosamente executar o programa esboçado por FREDERICO WELWITSCH, o grande botânico austríaco, contratado pelo Govêrno Português e cujas viagens em Angola decorreram entre 1853 e 1861.

Patriota ardente, o âmbito das suas investigações coloniais em muito excedia o das questões exclusivamente científicas. Progressivamente se elevava acima delas, encarando nas diversas modalidades o problema colonial português. Era um verdadeiro apóstolo do seu estudo. Como tal, pronunciou em 2 de Março de 1928, na Sala dos Capêlos da Universidade, uma notável conferência, depois publicada com o título «O problema colonial perante a Nação» (Imprensa da Universidade, 1928). Sempre o seu ardor na defeza da Universidade de Coimbra o levava a reclamar para ela lugar destacado no estudo do maior problema nacional.

Passou pela Reitoria da Universidade e dela saíu a combater pelas prerogativas universitárias, acompanhado pela simpatia dos professores, ardentemente acarinhado pela dedicação dos estudantes.

Os últimos tempos da sua actividade em Coimbra foram votados aos estudos de um projecto da Cidade Universitária. Aqui, na minha opinião, traía-o a grandeza das suas aspirações. Os projectos que o seduziam eram belos, mas em muito excediam as proporções a que os confinavam os meios que podemos esperar.

Constituïrá homenagem à sua memória a execução de muito do que nêles entrava. Oxalá, em breve, se torne numa realidade. É certamente o desejo de dois grandes amigos do saüdoso Professor, S. Ex.ª o Ministro da Educação Nacional e o Ex.mo Reitor da Universidade.

A. FERRAZ DE CARVALHO

ALGUNS PASSOS DA ACÇÃO COLONIAL DO PROF. DOUTOR LUIZ CARRISSO [1]

É provável que o sonho de desbravar cientìficamente as ignotas regiões das nossas terras ultramarinas tivesse nascido no espírito do Doutor LUIZ CARRISSO logo aos alvores da sua vida de professor. Mas a eclosão determinante da acção essa foi sem dúvida estimulada por palavras de estranhos, sem acrimónia, mas encerrando no conteúdo uma espécie de censura aos cientistas portugueses. Num dado momento da sua vida de professor, antes de 1927, o Doutor CARRISSO teve de dirigir-se aos Serviços Botânicos de Kew, sem dúvida os mais ricos e melhor organizados de todo o mundo, para obter uns esclarecimentos àcêrca da flora de Moçambique. A resposta que veio continha estas palavras: «*There is probably no part of Africa of which the flora has been so little investigated as Portuguese East Africa*»... Isto é: Moçambique era, segundo os botânicos de Kew, a mancha negra e desconhecida do continente africano onde jamais os portugueses se ocuparam, a valer, do estudo da flora.

Compreende-se a reacção, provocada por estas palavras, num espírito com tôdas as condições de poder agir, ainda para mais, animado de uma ardente fé patriótica, serena, mas firme, sem alardes, mas capaz de grandes realizações.

Foi esta resposta, a que sobrava a verdade e não faltava autoridade pois os trabalhos monumentais dêsses botânicos eram-lhe familiares, que o impeliu a empreender

(1) Excerto de uma Conferência realizada no Salão Nobre da Câmara Municipal de Coimbra, no dia 12 de Maio de 1938, em sessão de homenagem à memória do Prof. Doutor LUIZ CARRISSO.

o estudo da flora africana pensando justamente, em primeiro lugar, no estudo da flora de Moçambique.

Demais êle conhecia a indigência dos nossos conhecimentos científicos àcêrca das terras do Império que nos legaram os antepassados.

Demais sabia que os poucos trabalhos existentes eram na grande maioria obra de estrangeiros, ou por conta do Estado português, ou por conta própria.

Recepção à Missão Académica em Luanda

Tinha a convicção firme de que a nossa existência, como nação livre, só se compreende ligada ao Império colonial que possuímos, restos dos fulgores do nosso período áureo, mas formidável ainda de grandeza e de possibilidades. Sabia que mais do que pela fôrça das armas é pela fôrça do direito que as temos mantido; mas êsse direito evolue, como tudo neste mundo. E os chamados direitos históricos têm hoje uma fraca cotação perante as rapacidades dos poderosos.

É indispensável afirmarmos perante os estranhos que somos capazes de utilizar e desenvolver o que possuímos, de modo a constituir património da humanidade e do bem comum. E essa afirmação não pode ser feita só com pala-

vras, mas com factos, pela acção e a acção implica *conhecimento.*

O estudo científico, metódico, sob tôdas as modalidades da flora, da fauna, da geologia, da antropologia, da etnografia, etc. tem tanta importância como a ocupação militar e administrativa. Se as cobiças que nos rodeiam nos assacam a incompetência e o desconhecimento do que possuímos, não temos outro meio em prol da defesa do decôro e do brio nacional, senão o sacrifício da nossa quietação e bem estar, pelos altos interêsses nacionais.

Foi a ponderação, a compreensão em tôda a sua latitude, de estas verdades, que levou o Doutor CARRISSO a sacrificar tôda a sua actividade e tôdas as suas energias à causa colonial.

Mas só um espírito dotado de rara persistência e tenacidade não desanimaria perante os obstáculos de tôda a ordem que quási por tôda a parte encontrou. Foi em primeiro lugar a incompreensão.

Em Portugal a investigação científica não é, apesar dos progressos últimamente feitos, ainda bem compreendida. Tudo o que seja trabalho desinteressado é tomado, não como um motivo de admiração, respeito e digno de estímulo, mas apenas como uma excentricidade a que se vota a maior indiferença. A pequena produção científica portuguesa — a que existe — é circunscrita aos institutos universitários ou adstritos ao ensino. A iniciativa particular não existe e os legados particulares são tão raros que não podem pràticamente contar. É o Estado que tem de manter não só as necessidades do ensino — essas evidentemente — mas ainda de subsidiar as iniciativas que aqui e ali esporàdicamente se revelam.

Não ignoramos que Portugal não é um país rico que as grandes fortunas são poucas; mas a comparação com países de idênticas condições deixa-nos uma grande impressão de desalento. E essa indiferença é tanto mais penosa quanto maior é a amplitude e o valor do trabalho que se tem em vista.

Foi em 1927 que viu pela primeira vez coroados de êxito os seus esforços. Era, ao tempo, Ministro das Colónias

o Senhor Comandante JOÃO BELO que tão assinalados serviços prestou à causa colonial e cuja morte prematura representou uma grande perda para a Nação.

Em Angola o Alto Comissário era o Senhor Coronel VICENTE FERREIRA e o Secretário provincial da Agricultura o Dr. TORRES GARCIA.

Foi em grande parte em virtude das relações de amizade com êsse seu antigo discípulo que se decidiu a pri-

Aspecto do porto do Lobito

meira viagem. Ligava êsses dois homens uma grande amizade e mútua compreensão que em várias circunstâncias os tornou colaboradores da mesma obra.

É também êsse facto que explica como o objectivo primitivo, Moçambique, foi trocado por Angola, onde aliás havia regiões totalmente desconhecidas sob o ponto de vista botânico. Essa viagem, realizada sem qualquer subsídio especial, pois nada pedira senão a autorização para partir, no exercício das suas funções de professor universitário, teve entretanto tôdas as atenções por parte do Govêrno de Angola que concedeu as facilidades possíveis de transporte e alojamento.

Mas que série extraordinária de sacrifícios e até de

privações não representa?... Longos percursos feitos em camioneta de carga, de uma das vezes sentado no estribo, única parte aproveitável, alojamentos fortuitos sem a mínima comodidade, alimentação a que Deus queria, durante seis longos mêses, apenas com o seu naturalista e companheiro Dr. ASCENSÃO MENDONÇA, o que isso representa de abnegação e de verdadeiro heroísmo!.. O objectivo principal das suas explorações, onde permaneceu mais de três mêses, foi a Lunda, extremo nordeste da Província de Angola, desconhecida, pode dizer-se, sob todos os aspectos, por ser justamente a mais longínqua e de mais difícil acesso.

Quantas vezes o ouvi evocar as peripécias ocorridas durante a sua estadia no que êle chamava o coração de África, recordando a incalculável riqueza diamantífera do solo, os problemas ainda insolúveis da geologia da região e as curiosidades étnicas dos quiôcos.

Ainda dessa vez não deixou de percorrer uma grande parte da Província, de visitar o deserto de Mossâmedes que sempre o fascinou para examinar *in loco* êsse exemplar desconcertante da flora desértica a «Welwitschia mirabilis». Durante as peregrinações que fez, o seu espírito, inquiridor e aberto a todos os problemas, tudo observou e era-lhe sumamente grato verificar a simpatia, a alegria e quási o agradecimento com que era acolhido pelos colonos, pela sua visita e a sua permanência em Angola.

São suas as palavras que transcrevo:... «calquei aquela sagrada terra angolana durante perto de seis meses, mostrando aos portugueses, que andam mourejando por aqueles sertões, que não são só os estrangeiros que se preocupam com o inventário das riquezas daquela terra, que temos conquistado com o nosso sangue precioso. De lá vim, cheio de entusiasmo e de fé, intimamente convencido de que urge lançarmo-nos ao trabalho, e mostrar ao mundo civilizado que somos capazes de nos ocupar daquilo que nos pertence, e de o valorizar para o progresso da Humanidade».

Não mais deixou de trabalhar, como anunciou, no que êle julgava um imperioso dever, excedendo mesmo o âmbito

da exploração científica para o campo da propaganda e da criação de uma mentalidade colonial.

Lamentava profundamente que o nosso ensino, desde a instrução primária até à superior, se ministrasse quási no desconhecimento completo da existência do Império colonial, especialmente por deficiência de preparação dos professores: e por isso se lançou imediatamente na propaganda colonial.

Em Março de 1928 realizou na Sala dos Capêlos da Universidade uma notabilíssima conferência que é um verdadeiro cântico patriótico e uma promessa formal que generosamente cumpriu, todos sabem com que grandeza de alma. Dedicou êsse trabalho à Mocidade de Portugal em que confiava plenamente e a quem deixou o precioso legado do mais nobre exemplo. Não é sem uma grande emoção que releio ainda hoje as suas palavras.

«Não sou um vão declamador, que procura obter a simpatia do auditório fazendo vibrar a corda, sempre sensível, das grandezas do nosso passado... tenho fé, e essa fé adquiri-a na minha vida de professor, em contacto com a mocidade do meu País; essa fé adquiri-a calcorreando as terras angolanas, vendo os mesmos horizontes e suportando o mesmo sol inclemente que tantos outros, que lá consomem e lá consumiram lentamente a sua vida. E essa fé de que me sinto possuído, entendo que a devo manifestar com tôda a energia de que sou capaz. Revolto-me contra o espírito, infelizmente tão vulgar, de cómodo pessimismo, que, de cabeça baixa, aceita a derrota antes da luta, admitindo *à priori* que a raça, já exausta, sofre de irremediável dessoramento... Não! As capacidades da raça estão intactas e os mananciais donde brotaram as poderosas individualidades doutros tempos jorram ainda a mesma água cristalina. Devemos ter fé em nós mesmos; e a fôrça indispensável para a execução da obra, devemos ir hauri-la às lições do passado e à compreensão das responsabilidades do presente».

* * *

Quem o conhecia sabia bem que não era um vão declamador. A quem ignorava as suas qualidades de trabalho e

de organizador provou-o exuberantemente sacrificando a própria vida à causa que nobre e corajosamente abraçou.

Logo em Maio do mesmo ano apresentou um trabalho importante em conferência realizada na Sociedade de Geografia e publicada mais tarde no «Boletim da Agência Geral das Colónias». Dêsse trabalho constam dois grandes projectos: o primeiro é um plano de estudo e investigação científica colonial; o segundo a organização duma missão académica a Angola.

As cataratas do Chiumbe em Dala

A investigação científica, infelizmente, não a chegou a ver organizada porque não dependia apenas do seu esfôrço; mas o seu plano é um trabalho perfeitamente delineado. Não concordava com o estabelecimento de missões permanentes nas colónias, pelo menos para os estudos naturalistas. Êsses estudos, necessitando exemplares comparativos e uma bibliografia enorme, não poderiam estar ao alcance de uma missão colonial embora de carácter estável, pelo menos nas circunstâncias actuais. O trabalho de colheita, documentação topográfica, fotográfica, etc. seria realizado por pessoal competente e especializado *in loco*, por meio de missões repetidas e convenientemente apetrechadas.

Depois, num instituto central, a criar, seria recolhido êsse material, estudado e classificado para publicações ulteriores.

Claro que reconhecia a impossibilidade de, em certos casos, utilizar êsses meios; bem entendido que as culturas de ensaio, as selecções de plantas e o estudo da adaptação ecológica de plantas exóticas necessitam, evidentemente, de uma outra organização, mas tudo estava previsto e bem analizado.

A organização da Missão Académica, que levou a efeito em 1929, foi também anunciada neste trabalho; isto é, foi apresentada em público, pois estou convencido que essa magnífica ideia foi concebida lá mesmo, em Angola, talvez logo ao tomar contacto com a terra africana.

Na verdade o entusiasmo, o orgulho que sente o português ao desembarcar nessas longínquas paragens, ouvindo falar a sua língua e conhecendo o que representa de esfôrço, de glória e de sacrifícios dos nossos maiores, não cabe todo dentro do peito, e sentimos o impulso irresistível de fazer conhecer a todos os nossos irmãos a grandeza de que só ali temos plena compreensão. Foi nestas palavras, que reproduzo, que o projecto foi apresentado.

«Imaginem V. Ex.as 40 rapazes, escolhidos de entre a população académica de tôdas as nossas escolas superiores, e de preferência dos últimos anos, visitando sucessivamente Cabo Verde, S. Tomé, e percorrendo, na vasta província de Angola, um itinerário, que a magnífica rêde de estradas existente permite ser extenso e variado.

Imaginem V. Ex.as que explêndido complemento educativo não seria, para êsses rapazes prestes a serem lançados na vida prática, o conhecimento directo das nossas riquezas de além-mar. Êles haviam de sentir, como eu senti, desenvolver-se-lhes no espírito a noção precisa da nossa finalidade histórica, que nos impõe a continuação dessa grandiosa obra de expansão colonial que é a razão de ser da própria nacionalidade... Êsses 40 rapazes, no regresso, ao desembarcar nos cais do Tejo, serão mais homens, e sobretudo mais portugueses do que eram ao partir... De regresso aos seus lares, espalhados por todo o

País, êsses rapazes seriam os melhores propagandistas do nosso Império Colonial».

Foi assim, encarando o problema sob todos os aspectos, como era sua feição psicológica, que o Dr. CARRISSO meteu ombros à maior emprêsa da sua vida, à de maior responsabilidade, dificuldade e de maior alcance e repercussão nacional.

A exploração de diamantes na Lunda

Reconheceu a impossibilidade de levar 40 pessoas a Angola, pela dificuldade de alojamentos, principalmente no interior da colónia, dado que o interêsse todo da viagem estava justamente em conhecer, não só o litoral, mas em percorrer a Província internando-se a excursão o que fôsse possível. Por outro lado decidiu fazer-se acompanhar por alguns professores universitários com o fim de êstes darem o exemplo da propaganda a efectuar.

Pode dizer-se que os objectivos foram inteiramente alcançados, com o maior brilho, sem um único contratempo, a não ser a imprevizível doença de um companheiro, sem uma falta, tudo com uma ordem e um arranjo admiráveis. E tal era a confiança que depositava no êxito da emprêsa que permitiu que sua devotada Espôsa, colaboradora de todos os momentos, o acompanhasse.

Tive a honra de fazer parte dessa Missão. Éramos ao todo 22 pessoas. Conhecemo-nos uns aos outros, os que

éramos de Universidades diferentes, no próprio dia de embarque e ficámos unidos, como irmãos, para o resto da vida. E essa união, essa amizade, foi estabelecida pelos nossos queridos Chefes, que, com o seu exemplo, o seu prestígio e a sua bondade, nos cativaram desde o primeiro momento, dando alento aos mais saüdosos, confôrto aos que esmoreciam, estímulo aos que desanimavam. Quando desembarcámos em Luanda, éramos todos soldados valorosos para enfrentar perigos, que afinal só existiam na nossa imaginação.

Vivemos, todos nós, momentos inesquecíveis de orgulho e de vibração patriótica. E lembro-me de, em plena Lunda, em Dala, com as imponentes cataratas do Chiumbe perante a nossa vista deslumbrada, no momento de vermos subir, num tôsco mastro, a sagrada bandeira das quinas todos termos lágrimas nos olhos e de o abraçarmos com a alma cheia de gratidão por ter feito de nós, como êle o queria, homens mais homens e portugueses mais portugueses.

De regresso votámo-nos todos à propaganda: dezenas de conferências por êsse país em Lisboa, Pôrto, Coimbra, Braga, Aveiro, Viseu, Évora e Leiria; artigos de jornal de revista; e em palestras e nas simples conversas, todos nós deixávamos transbordar o entusiasmo de que nos sentíamos possuídos e julgo que o soubemos transmitir. Tenho abundantes provas do que afirmo e suponho que ao despontar da mentalidade colonial, a que se está assistindo, não foi indiferente a propaganda e o êxito da Missão Académica a Angola.

Que regosijo teria o Doutor CARRISSO se tivesse podido receber os alunos dos Liceus de Angola e Moçambique no seu Instituto! teria assistido ao complemento da sua iniciativa, à frutificação da semente que tão generosamente lançou à terra...

* * *

Lançado ardentemente na propaganda colonial, num apostolado constante em que vários problemas eram abordados, não descurou, entretanto, a questão científica que lhe merecia cuidados especiais.

O material colhido durante a primeira estadia em Angola e durante a Missão Académica começou a ser estudado e arrumado convenientemente. Em breve reconheceu que o material do herbário de Coimbra tinha necessidade de ser comparado e o seu estudo ampliado com o existente em Lisboa, Londres e Berlim proveniente sobretudo das colheitas de WELWITSCH. Sem hesitar, promoveu a vinda a Coimbra, em 1934, do casal EXELL que aqui fez um estágio de alguns mêses e do colector GOSSWEILLER,

A Missão Académica na Missão católica de Caconda

indo depois o naturalista do Instituto Botânico de Coimbra, Dr. ASCENSÃO MENDONÇA, para Londres e daí visitar a colecção de Berlim.

Reunidos os elementos indispensáveis procedeu-se ao estudo do material existente. Mas a tarefa empreendida era de uma grande amplitude e houve que pensar numa nova ida a Angola.

De novo foi preciso vencer todos os obstáculos, remover dificuldades, vencer a indiferença do meio para conseguir realizar o seu intuito. Mediaram entre a Missão Académica e a Missão Botânica, em que perdeu a vida, mais de 7 longos anos em que, sem um desânimo, sem um queixume, lutou até ver coroados os seus esforços.

Foi o actual Ministro das Colónias o Ex.mo Senhor Doutor FRANCISCO VIEIRA MACHADO que, compreendendo o alcance e a importância do trabalho que o Doutor CARRISSO se propunha efectuar e conhecendo e apreciando a sua competência, promoveu a inscrição no orçamento de uma verba especialmente destinada a êsse fim. Cabe pois ao actual ilustre Ministro das Colónias — numa lúcida e superior compreensão das nossas funções de povo colonizador — a honra de ter tornado possível a efectivação da expedição científica mais importante de todos os tempos aos nossos domínios ultramarinos.

No período de incerteza de realização dos seus projectos que decorre entre 1929 e 1937, sem afrouxar um momento, empenhado na campanha colonial, realizou uma notabilíssima obra de propaganda.

As questões económicas relacionadas com as culturas ricas, a introdução na colónia, que reputava de largo futuro, da cultura do trigo, o problema dos transportes, a questão dos portos e em especial o pôrto do Zaire, e essa outra questão a que ligava a importância máxima das missões religiosas, tudo abordou com a máxima proficiência e interêsse, mostrando pleno conhecimento dos assuntos que versava. A série de importantes estudos promovidos pelo Senhor Ministro das Colónias na Academia das Ciências teve também a sua colaboração.

Sem esquecer as funções educativas, promoveu a distribuïção pelos Liceus de colecções de fotografias diapositivas, com um folheto explicativo, para que o conhecimento da nossa colónia d Angola tivesse a maior expansão, habilitando assim os professores do ensino secundário à sua propaganda. Foi também durante êste período que foi encarregado pelo Ex.mo Ministro Dr. ARMINDO MONTEIRO de representar Portugal em Londres na conferência internacional de protecção à flora e fauna africana. Do importante relatório que apresentou consta um projecto de criação de um parque de reserva de caça no sul de Angola e várias disposições no sentido da protecção dos animais e das plantas.

Merecia-lhe especial cuidado, como disse, a questão

das missões religiosas em que via um poderoso agente civilizador e de aproximação com os nativos, quando nacionais, e um grave perigo quando estrangeiras e acima de tudo não católicas pela acção desnacionalizadora que exerciam. Doía-lhe ver os nossos missionários viverem nas condições mais precárias e ao lado, por vezes, de certas missões protestantes, especialmente americanas, cheias de confôrto e de meios de acção.

Viveiro de café da C. A. D. A.

Atribuía-lhes responsabilidades na elaboração do relatório Ross, acervo de falsidades e de calúnias, em que somos tidos como negreiros. E as suas palavras, cheias de indignação e de verdade, merecem ser relembradas.

«Mas não deixa de ser extremamente curioso observar que é um americano, um representante do país que mais se distingue pelo profundo desprêzo com que trata as raças de côr que, nos vem acusar, a nós, que não hesitamos em tratar o prêto como um igual, quando êle se mostra digno disso. Francamente, ao ver as missões americanas instalarem-se e proliferarem na nossa Angola, dá vontade de lhes dizer que melhor fariam regressando à sua «livre América», a fim de evangelizarem os próprios compatriotas, aconselhando-lhes mais doçura com os negros, e a supressão de facto

dessa célebre lei de Lynch, cuja aplicação constitui a vergonha dum povo, e revela um barbarismo equivalente ao dos nativos de África, que êles pretendem civilizar».

* * *

Tendo o sentido prático das coisas não preconizava que se fechassem as portas às missões estrangeiras, algumas, sem dúvida, dignas do nosso aprêço e gratidão; mas

Memória no deserto de Mossâmedes no local onde faleceu o Prof. Dr. Carrisso

julgava que o único meio de combater a acção desnacionalizadora de outras seria nós fazermos mais e melhor.

Pouco antes de partir pela terceira vez para Angola conseguiu ver publicado o primeiro fascículo do volume I do «Conspectus Florae Angolensis». Esta publicação, de uma importância capital, representa já uma contribuïção enorme para a ciência nacional, que assim fica dignificada perante os estrangeiros. Aos continuadores da sua obra científica

compete agora prosseguir a emprêsa dessa publicação, tão importante sob o ponto de vista científico e nacional.

* * *

O esfôrço dispendido para organizar a missão onde deixou a vida foi verdadeiramente colossal. Assisti ao desenvolver daquela extraordinária actividade e muitas vezes lhe pedi que repousasse uns dias, porque, animado da chama interior que o fazia agir, dominado pelos sentimentos da maior abnegação, não dava mostras de fadiga que inevitàvelmente ia fazendo os seus estragos.

No dia 27 de Fevereiro de 1937 partiu, cheio de uma alegria transbordante, apenas com a saüdade dos seus antigos companheiros e a apreensão pela saúde e a vida dos seus entes queridos. Acompanhou-o a sua Ex.ma Espôsa que foi, todos o reconhecem, o seu mais valoroso auxiliar. Percorreu, desde Março a Junho, tôda a Angola, trabalhando excessivamente, colhendo material muito superior ao previsto pois anda por vinte e cinco mil o número de exemplares coleccionados. Nas longas viagens, em incómodas camionetas, eram os dois que conduziam às vezes durante seis e até oito horas seguidas.

E quando ultimava os trabalhos no deserto de Mossâmedes, que pela terceira vez pisava, uma manhã cerrou os olhos para sempre...

MAXIMINO CORREIA

(Fotografias do autor)

NOTÍCIA SÔBRE A VIDA E A OBRA DO PROF. LUIZ WITTNICH CARRISSO

LUIZ WITTNICH CARRISSO, de ascendência portuguesa por seu pai, IGNÁCIO AUGUSTO CARRISSO, e holandesa por sua mãi, D. LEOPOLDINA WITTNICH CARRISSO, nasceu na Figueira da Foz em 14 de Fevereiro de 1886. Depois de um curso liceal brilhante, freqüentou a antiga Faculdade de Filosofia Natural da Universidade de Coimbra, onde concluiu a formatura em 1908. Em 14 de Junho de 1910, fez acto de licenciado, no qual obteve a elevada classificação de 19 valores. Em 22 de Junho de 1911, fez acto de doutoramento na Faculdade de Filosofia Natural (secção de Ciências Histórico-Naturais), tendo apresentado como dissertação, de que foi argüente JÚLIO HENRIQUES, o importante trabalho «Materiais para o estudo do plancton na costa portuguesa» — fascículo I. A lição de escolha dêsse mesmo acto foi subordinada ao título «Estado actual dos conhecimentos àcêrca dos restos fósseis de Neanderthal, Spy e Krapina» e dela foi argüente o Prof. EUSÉBIO TAMAGNINI.

No mesmo ano, fez concurso para assistente do grupo de Ciências Biológicas da então já Faculdade de Ciências. Para êsse concurso apresentou, como dissertação, o trabalho «Materiais para o estudo do plancton na costa portuguesa» — fascículo II. Nomeado para o referido lugar, tomou dêle posse em 17 de Janeiro de 1912.

Em 3 de Abril de 1918, foi nomeado professor catedrático e, no mesmo ano, assumiu também, em conseqüência do jubileu de JÚLIO HENRIQUES, a direcção do Jardim Botânico.

Além de Director do Instituto Botânico, o Prof. CARRISSO foi também Secretário da Faculdade de Ciências (1918-19); Vice-Reitor da Universidade (1929-31); Presi-

dente da Câmara Municipal de Coimbra (1935) e, nessa qualidade, representante dos Municípios na Câmara Corporativa; Presidente da Junta das Construções para o Ensino Técnico e Secundário (1933-37); Presidente da Comissão da Cidade Universitária (1934-37); Vogal da Junta de Educação Nacional (1929); Membro do Conselho Superior de Instrução Pública (1930); Membro do Conselho do Império Colonial (1934-37).

Foi Presidente da Sociedade Broteriana e sócio de várias outras sociedades científicas:

Société Botanique de France (Paris)
Société de Bio-Géographie (Paris)
Société Botanique de Genève
Société de Physique et d'Histoire Naturelle de Genève
Institut Colonial International (Bruxelas)
Société Portugaise de Biologie
Sociedade Anatómica Portuguesa
Sociedade de Geografia de Lisboa
Instituto de Coimbra
Sociedade de Estudos de Angola (Luanda)
Sociedade de Estudos da Colónia de Moçambique

Foi delegado do Govêrno Português à Conferência Internacional para a protecção da Fauna e Flora de África (Londres, 1933), representou a Universidade de Coimbra nas festas comemorativas do IV Centenário do Colégio de França (1931) e nas do III Centenário do Museu Nacional de História Natural de Paris e Academia Francesa (1935) e tomou parte em vários Congressos Internacionais de Botânica.

Era Grande Oficial da Ordem de S. Tiago da Espada, Cavaleiro da Legião de Honra e, pòstumamente, foi-lhe concedida a Grã-Cruz da Ordem da Instrução Pública.

Dotado de raras qualidades intelectuais, de um grande amor pelo trabalho, de um invulgar espírito organizador e de excepcionais capacidades realizadoras, a sua acção, como Director do Instituto Botânico, foi das mais notáveis. Ao desempenho dêsse cargo se dedicou como sòmente são

susceptíveis de se dedicar as pessoas que têm constantemente diante dos olhos a noção do cumprimento do seu dever social.

A REORGANIZAÇÃO E O DESENVOLVIMENTO DO INSTITUTO BOTÂNICO

O ano de 1874, assinalando a promoção de JÚLIO HENRIQUES a professor catedrático de Botânica, marcou também o ressurgimento dos estudos botânicos em Portugal, estudos que, desde o grande BROTERO, se encontravam lastimosamente descurados. Rodeando-se de colaboradores valiosos — o naturalista JOAQUIM DE MARIZ, o jardineiro chefe ADOLFO FREDERICO MOLLER e o colector MANUEL FERREIRA — e criando, em 1880, a Sociedade Broteriana na qual agrupou tôdas as pessoas que ao tempo se interessavam em Portugal pelos progressos da Botânica, JÚLIO HENRIQUES, amando entranhadamente a ciência a que se dedicara, conseguiu, depois de largos anos de tenaz esfôrço, dar um incremento extraordinàriamente notável ao estudo da flora de Portugal e das Colónias. Mercê dêsse esfôrço, os herbários enriqueceram-se consideràvelmente e o material acumulado, juntamente com as monografias elaboradas por JÚLIO HENRIQUES e pelo seu pessoal científico, contribuïram poderosamente para tornar possível a elaboração da magnífica obra «A Flora de Portugal», tarefa a que o ilustre botânico D. ANTÓNIO XAVIER PEREIRA COUTINHO dedicou uma grande parte da sua infatigável actividade.

Graças principalmente às permutas obtidas com o Boletim da Sociedade Broteriana, a biblioteca do Instituto aumentava, cada ano, de uma maneira notável. O Jardim povoava-se de inúmeras espécies e o seu aspecto tornava-se cada vez mais atraente. O serviço de troca de sementes e plantas desenvolvia-se progressivamente. E, assim, pouco a pouco, JÚLIO HENRIQUES conseguiu fazer renascer os estudos botânicos em Portugal e firmar, nos meios científicos internacionais, uma reputação das mais lisongeiras para o seu Jardim.

A marcha ascendente do Instituto continuou veloz

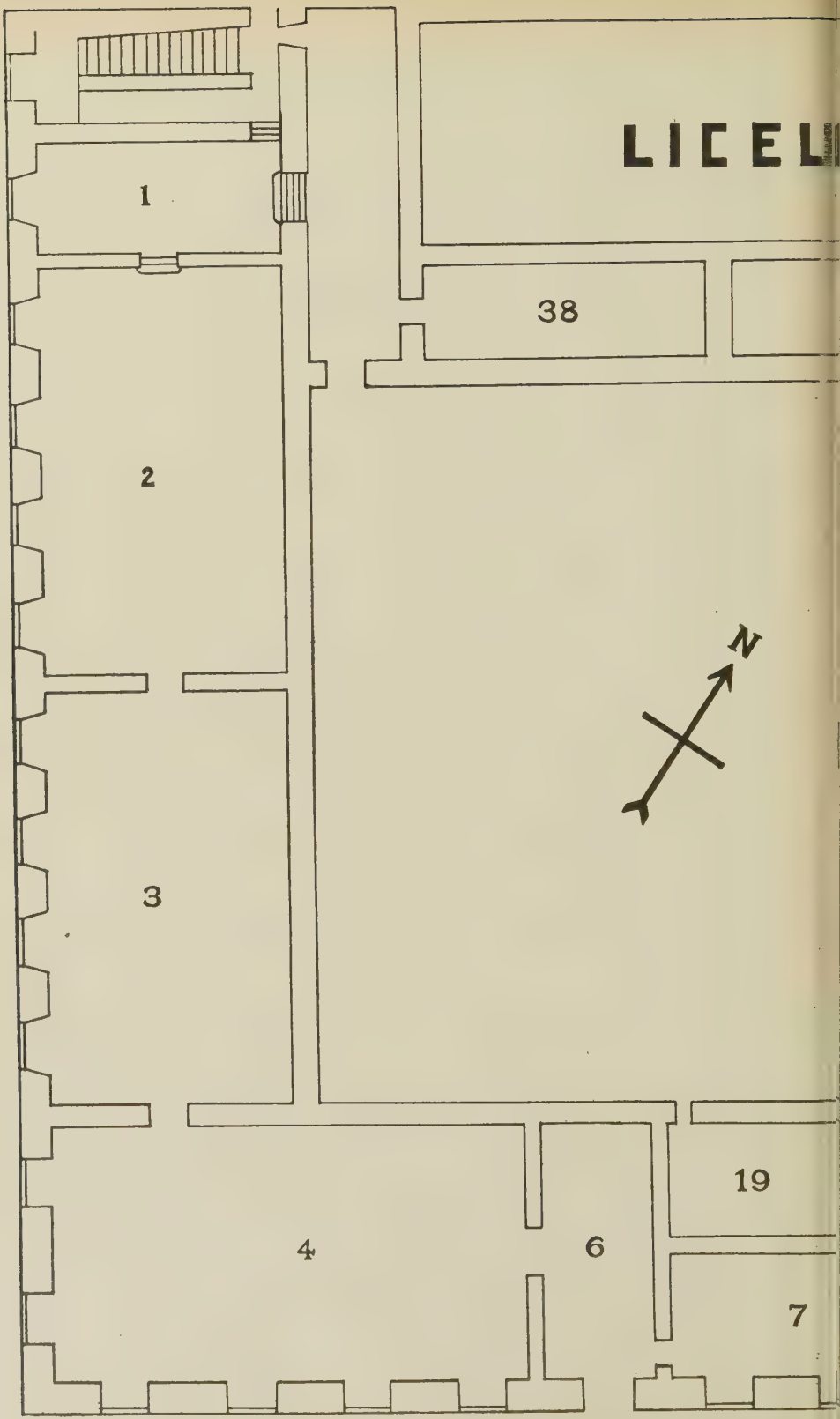
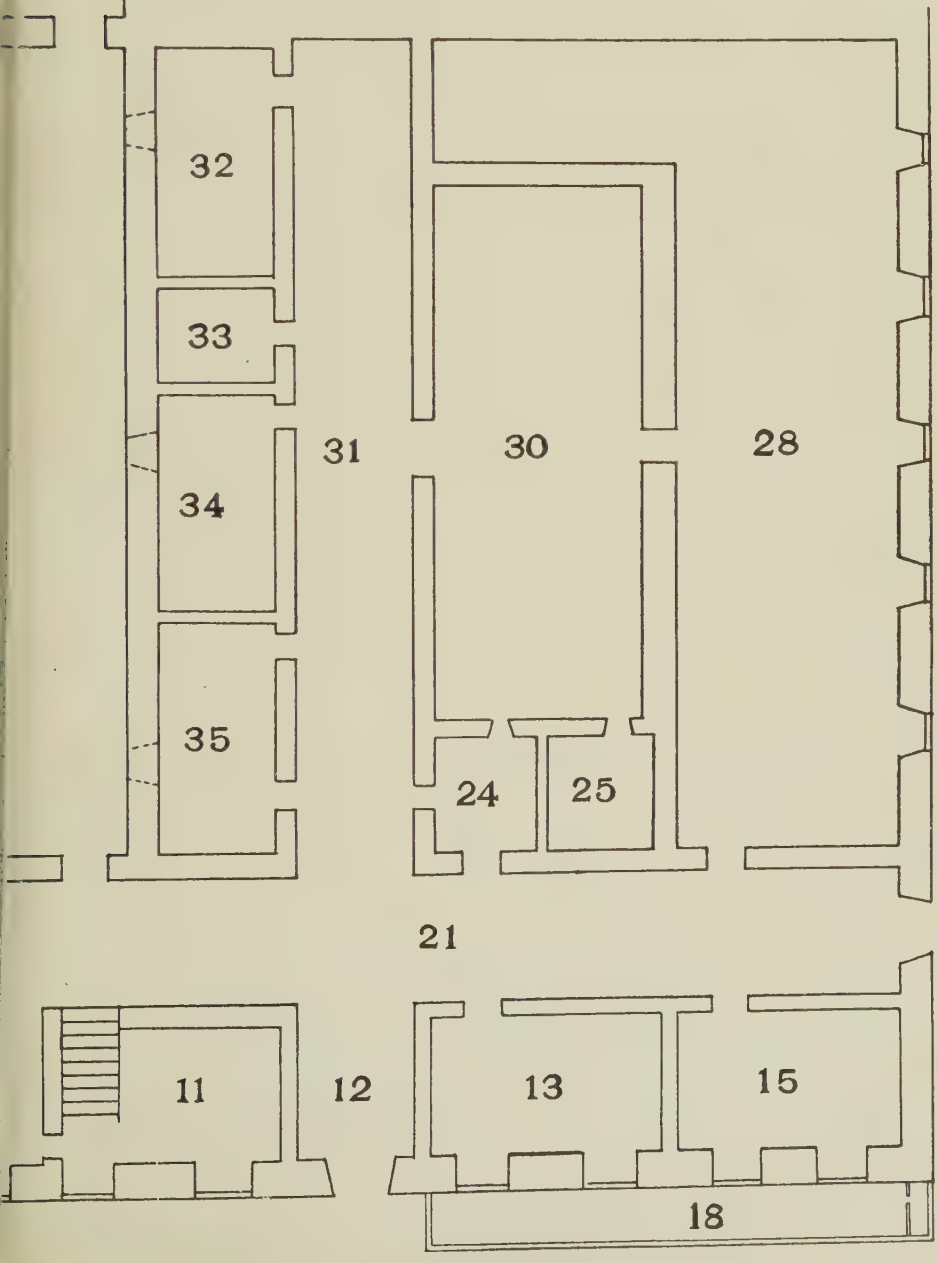

LICEL
1
38
2
N
3
19
4
6
7

FIGURA 1

Planta do rés-do-chão do edifício de S. Bento à data do jubileu de JÚLIO HENRIQUES (1918). 1) Biblioteca e sala de trabalho de JÚLIO HENRIQUES; 2) Herbário; 3) Sala de aulas teóricas contendo uma parte do Museu e outra do Herbário; 4) Museu; 6) Vestíbulo servindo a entrada pelo Jardim; 7, 19, 20, 32, 33, 34, 35 e 37) Dependências ocupadas pelo pessoal do Jardim; 11) Secretaria; 12) Saída para o Jardim; 13, 15 e 18) Laboratório de microscopia; 21) Corredor servindo a entrada pelo lado dos Arcos do Jardim; 24, 25 e 28) Arrecadações; 30) Pátio interior; 31) Galeria de um antigo claustro; 36) Pátio servindo de comunicação entre o Laboratório e o Herbário; 38) Casa de desinfecção do material de herbário.



até cêrca de 1908, data em que foi substituída por um declínio que se acentuava, progressivamente, à medida que o grande Mestre ia envelhecendo. Privado dos seus preciosos auxiliares, que ou tinham morrido ou estavam inutilizados, JÚLIO HENRIQUES, não tendo pensado no problema da sua substituïção nem no da renovação dos seus colaboradores, já não tinha fôrças para manter o Jardim Botânico ao nível a que o elevara.

A obra de muitos anos, fruto de tantos esforços, foi-se lentamente desmoronando e em 1918, data em que JÚLIO HENRIQUES, atingidos os 80 anos, se jubilou, a vida do Instituto era verdadeiramente aflitiva. Não se faziam já herborizações! As trocas de exemplares de herbário não se realizavam! Os serviços de troca de sementes esmoreciam! As colecções de plantas do Jardim estavam desfalcadas! O Boletim da Sociedade Broteriana tinha uma tiragem de 80 exemplares! A Sociedade Broteriana não dava sinais de vida! A biblioteca desorganizava-se e desactualizava-se! As instalações eram deficientes! Os lugares do quadro do pessoal docente estavam por preencher! O ensino baixava de nível!

Tal era o quadro, verdadeiramente desolador, que se apresentou ao Doutor LUIZ CARRISSO ao tomar sôbre os ombros a direcção do Instituto Botânico que a Faculdade lhe entregou após o jubileu de JÚLIO HENRIQUES.

Elevar ao nível primitivo um instituto de reputação mundial decaído da sua antiga grandeza não seria tarefa fácil! O Prof. CARRISSO, porém, a-pesar-de se encontrar sòsinho, não desanimou e, animado do maior entusiasmo e da máxima vontade de acertar, meteu mãos à obra, pondo assim à prova o seu prodigioso talento de organizador e realizador.

1) *Os colaboradores e o ambiente*

O primeiro problema que se apresentou ao Doutor CARRISSO foi o dos colaboradores, pois que, à data, a-pesar-da antiga cadeira de Botânica ter sido já desdobrada em várias outras, dispunha apenas de um assistente.

O acaso, talvez, deparou-lhe um colaborador e dos melhores: o Prof. AURÉLIO QUINTANILHA. Segundo a narrativa

tantas vezes ouvida a êste Professor e ao próprio Doutor CARRISSO, êste último travou relações com o Prof. QUINTANILHA em 1919 quando, numa das suas passagens por Lisboa, visitava o Instituto Botânico, onde o Dr. QUINTANILHA exercia, ao tempo, as funções de 2.º assistente. Êste, que tinha feito a aprendizagem de técnica microscópica debaixo da direcção do Prof. CELESTINO DA COSTA, trabalhava então com grande entusiasmo em citologia vegetal, particularmente no assunto em moda nessa época — o condrioma. O Prof. CARRISSO examinou com interêsse as preparações executadas pelo Dr. QUINTANILHA e escutou atentamente a exposição entusiasta que êste lhe fez sôbre as investigações que tinha em curso.

A impressão produzida sôbre o Dr. CARRISSO foi de tal natureza que, passado algum tempo, o Prof. QUINTANILHA recebia uma carta de Coimbra na qual era convidado a ir ocupar o lugar de 1.º assistente com regência de uma cadeira no Instituto Botânico. Ao mesmo tempo, o Dr. CARRISSO expunha-lhe nessa carta alguns dos seus projectos àcêrca do futuro do Institutoque dirigia:—Segundo êle, o Instituto Botânico deveria comportar 3 secções,—o Laboratório, o Herbário e o Jardim—cada uma das quais teria funções simultâneamente de ensino e de investigação. A êle reservava-lhe o Laboratório, ondepoderia continuar, em boas condições, os seus estudos de citologia vegetal e organizar um centro de estudos de Biologia Experimental.

O Dr. QUINTANILHA, depois de ouvir a opinião dos seus professores, PEREIRA COUTINHO, TELLES PALHINHA e CELESTINO DA COSTA, aceitou o convite e veio instalar-se em Coimbra, onde continuou a trabalhar em citologia vegetal e iniciou trabalhos de micologia. Passado algum tempo, fez acto de doutoramento e, em 1926, depois de um brilhante concurso, conquistou o lugar de professor catedrático.

O problema do Laboratório estava assim resolvido. O do Herbário apresentava-se, porém, de muito mais difícil resolução, porquanto JÚLIO HENRIQUES, depois de jubilado, tinha continuado a ocupar os lugares de naturalista e director do Herbário e já não possuía fôrças

que lhe permitissem executar os trabalhos inerentes a êsses cargos. O Dr. CARRISSO procurou remediar essa dificuldade arranjando um colaborador que se ocupasse daquela secção do Instituto. Por intermédio do Prof. QUINTANILHA, travou relações com o Dr. FRANCISCO D'ASCENSÃO MENDONÇA, a quem, em 1921, convidou a vir ocupar em Coimbra os lugares de assistente e jardineiro chefe contratado. MENDONÇA acedeu e, durante o tempo que ocupou os referidos lugares, foi passando a desempenhar as funções de naturalista, à medida que JÚLIO HENRIQUES, cada vez mais velho e alquebrado, as ia progressivamente abandonando. Cêrca de dois anos após a morte de JÚLIO HENRIQUES, MENDONÇA foi provido definitivamente no lugar de naturalista.

Em 1927, o Doutor CARRISSO obteve outro colaborador, ABÍLIO FERNANDES, que nessa data passou a ocupar o lugar de assistente. Depois de fazer acto de doutoramento em 1931, concorreu ao lugar de professor auxiliar para o qual foi nomeado em Janeiro de 1934.

Em 1934 e 1936, finalmente, entraram como assistentes, respectivamente, A. TABORDA DE MORAIS e J. BARROS NEVES.

Mas o Dr. CARRISSO não se preocupou apenas com a selecção do pessoal docente. A escolha, preparação técnica e educação do pessoal que costuma designar-se com o nome de menor mereceu-lhe também o maior interêsse. O seu zêlo nesse sentido foi coroado do melhor êxito, pois que teve a satisfação de ver reünido à sua volta um núcleo de pessoas competentes, cumpridoras, que lhe eram inteiramente dedicadas e que lhe prestaram, em tôdas as contingências, um auxílio dos mais preciosos.

Se o problema da selecção dos colaboradores era da maior importância, não menos importante era o do ambiente em que as actividades se iam desenvolver. O Prof. CARRISSO possuía, em elevado grau, as capacidades inerentes aos condutores de homens e, graças principalmente à sua extrema bondade, ao segrêdo do seu estímulo e à noção de dever social que emanava de todos os seus actos e que tanto influenciava as pessoas que com êle tratavam, tinha obtido no Instituto Botânico um ambiente dos mais propícios. Reinava entre todos a maior amizade e o mais amplo espí-

rito de colaboração. Cada um estava consciente da missão que lhe competia e procurava, todos os dias, fazer mais e melhor para que se tornasse mais vasta e mais perfeita a obra do conjunto.

2) *As instalações*

O primeiro passo para a criação do Instituto Botânico foi dado por JÚLIO HENRIQUES quando, depois de tomar posse da direcção do Jardim, saíu do edifício do Museu e se instalou em S. Bento. No rés-do-chão instalou os herbários, a biblioteca, o museu, a sala de aulas e o laboratório. O primeiro andar foi destinado às habitações do director, do naturalista e do jardineiro chefe.

Quando a direcção do Instituto foi entregue ao Dr. CARRISSO, as instalações tinham aproximadamente a disposição indicada na planta representada na figura 1. Na ala Sudoeste, ao fundo, encontrava-se uma pequena sala (1), que funcionava simultâneamente de biblioteca e de gabinete de trabalho de JÚLIO HENRIQUES. Esta comunicava com uma grande sala (2) que continha o Herbário português, o Herbário de Willkomm e o Herbário geral. Desta, passava-se a uma outra sala das mesmas dimensões (3), que encerrava uma parte do Museu e servia também de Sala de Aulas teóricas. Para ela se entrava por uma outra grande sala (4) onde se encerrava o resto do Museu. Esta sala tinha acesso por um vestíbulo (6), provido de uma grande porta que dava saída para o Jardim. Os estudantes entravam por essa porta, atravessavam a primeira sala do Museu (4) para irem assistir às aulas na sala 3.

Do lado dos Arcos do Jardim, a porta dava acesso a um longo corredor (21) e, logo no início dêste, existiam, do lado voltado para o Jardim, duas portas que davam entrada para o Laboratório. Êste ocupava duas grandes salas (13 e 15) e uma galeria envidraçada (18), construída em 1912 com o fim de obter uma sala provida de luz suficiente, que servisse para as aulas de microscopia dos cursos numerosos.

A seguir ao Laboratório existia, na mesma ala Sudeste,

uma porta que dava comunicação para o Jardim (12), um compartimento onde se encontravam instalados os serviços de administração (11) e várias outras divisões (7, 19 e 20) onde habitava algum pessoal do Jardim.

Na ala Nordeste encontrava-se uma enorme sala (28) que servia de arrecadação e para a qual se entrava por um pátio (30) de um antigo claustro. Êste pátio, do lado oposto a essa sala, comunicava com um corredor (31), ao longo do qual existia uma série de compartimentos (32, 33, 34 e 35) destinados à habitação dos jardineiros.

A comunicação entre o Laboratório e o Herbário era feita através de um grande pátio (36), na face Noroeste do qual se encontravam dois compartimentos (37 e 38) que serviam, respectivamente, de cosinha do pessoal e de casa de desinfecção do material de herbário.

Em 1924, o Instituto foi esbulhado, em benefício do Liceu «José Falcão», das suas instalações do primeiro andar e de uma parte das que possuía no rés-do-chão — parte tracejada mostrada pela planta da figura 2. O Prof. CARRISSO, que via o Instituto a desenvolver-se consideràvelmente e que sentia necessidade urgente de arranjar gabinetes de trabalho para si e para os seus colaboradores e de instalar certos serviços de uma maneira conveniente, ficou desolado com o decreto que tirava ao Instituto uma grande parte das suas instalações. O seu desgôsto foi tão grande que êste facto o levou a pedir a demissão de Professor e Director do Instituto, decisão de que felizmente desistiu graças à interferência de uma delegação de professores da Universidade e às manifestações de simpatia dos estudantes.

Seguiu-se depois uma luta contra a falta de espaço, luta que só o talento e o engenho do Dr. CARRISSO poderiam ter sustentado. No vão de uma porta instelava um gabinete! De um lugar húmido e escuro fazia surgir uma sala habitável em que a luz entrava a jorros! Quantas e quantas vezes êle esquadrinhou a parte que lhe tinham deixado, pensando em como adaptar tal compartimento à câmara fotográfica, tal outro à biblioteca, tal outro a um laboratório! Desta maneira, transformou, aformoseou e con-

verteu as instalações primitivas nas actuais que são mostradas na planta da figura 2.

Na sala 1 instalou parte do Herbário Geral e os Serviços de Troca de Sementes. As duas grandes divisões, 2 e 3, continuaram a ser destinadas aos Herbários, enquanto que o compartimento 4 foi transformado em Sala de Aulas. Como o pátio (36) tinha sido cedido ao Liceu, foi construído um pequeno subterrâneo (5) destinado a dar passagem do vestíbulo (6) para o Herbário.

Para estabelecer um caminho directo entre o corredor da entrada do lado dos Arcos do Jardim e o Herbário, suprimiu os tabiques dos compartimentos 19 e 20 (fig. 1). Foi assim obtido um longo corredor (21) que estabeleceu uma comunicação fácil entre os Laboratórios, a Sala de Aulas e o Herbário.

O resto da ala Sudeste foi magnìficamente aproveitado: — Na sala 7 instalou o seu gabinete de trabalho, em contacto directo com a sala 8 onde funcionavam os serviços administrativos do Instituto. Junto desta, encontram-se dois pequenos compartimentos (9 e 10) destinados ao Arquivo e a depósito de material. A êstes seguem-se os gabinetes de trabalho dos professores e assistentes (11 e 12).

O antigo Laboratório foi dividido em compartimentos mais pequenos, de modo a obter gabinetes para o preparador e para o restante pessoal dessa secção (13, 14, 15, 16, 17 e 18).

Tôda a parte da ala Nordeste, até ao pátio grande, foi também aproveitada: — Na grande sala 28 instalou a biblioteca, depois de lhe ter aberto comunicação (26) com o corredor da entrada. O corredor 31 foi convertido em Laboratório destinado aos cursos especiais e aos alunos estagiários. Anexos a êste Laboratório encontram-se os compartimentos 32, 33 e 34 que servem, respectivamente, de sala de esterilizações, de sala de culturas laboratoriais e de arrecadação. Junto do Laboratório instalou também uma magnífica câmara de fotografia e microfotografia (35) e adaptou um compartimento (29) à manutenção de culturas de algas.

Dado o incremento que o Instituto experimentava em

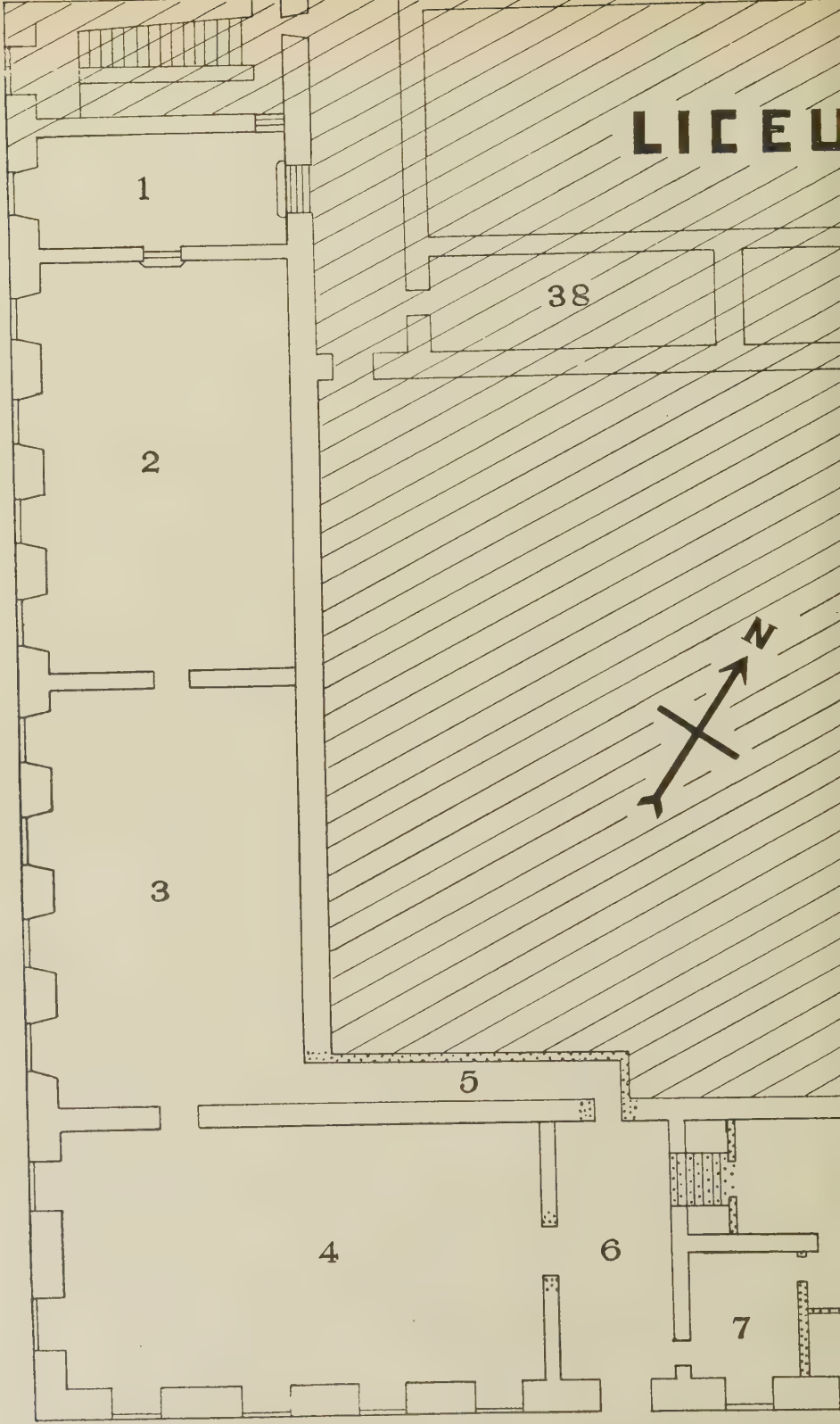
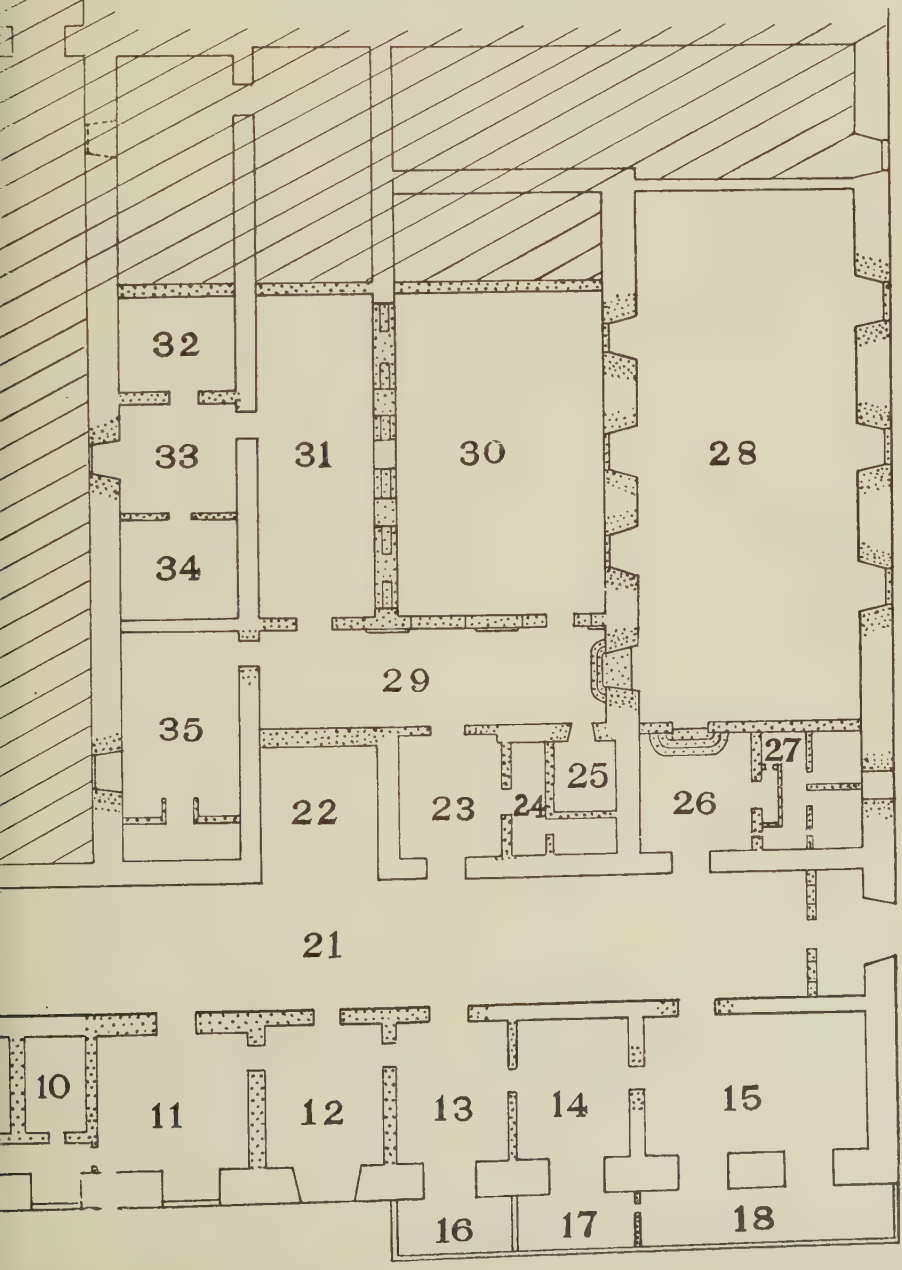

LICEU
1
38
2
N
3
5
4
6
7

FIGURA 2

Planta do rés-do-chão do edifício de S. Bento à data da morte do Prof. CARRISSO. A tracejado a parte entregue em 1924 ao Liceu «José Falcão»; a ponteado as modificações efectuadas pelo Dr. CARRISSO. 1) Serviço de troca de sementes e Herbário; 2 e 3) Herbário comunicando com as outras instalações por meio do corredor subterrâneo (5), do vestíbulo (6) e do corredor com entrada pelo lado dos Arcos do Jardim (21); 4) Sala de aulas; 7) Gabinete do Prof. CARRISSO; 8) Secretaria; 9) Arquivo; 10) Arrecadação; 11 e 12) Gabinetes dos professores e assistentes; 13, 14, 15, 16, 17 e 18) Laboratório dos cursos gerais e seus anexos; 22) Local destinado à construção de um vestiário; 23) Vestíbulo; 26) Vestíbulo servindo a entrada da biblioteca (28); 29) Galeria destinada a culturas de algas; 30) Pátio; 31, 32 33 e 34) Laboratório dos cursos especiais e seus anexos; 35) Serviços de fotografia.



cada ano, o Doutor CARRISSO não conseguia triunfar contra a falta de espaço. Por isso êle se empenhou tenazmente para que ao Instituto fôsse restituída a parte de que tinha sido esbulhado. Os seus esforços foram coroados do melhor êxito, mas, infelizmente, já lhe não foi dada a satisfação de assinar os autos de posse da parte que voltava a ser pertença do Instituto.

3) *As publicações científicas e a biblioteca*

Constituindo as publicações o processo mais eficaz de difusão dos trabalhos realizados nas instituïções científicas e o meio mais económico de obter bibliografia, compreende-se que o Prof. CARRISSO lhes tenha dedicado sempre a melhor das atenções. Em 1880, JÚLIO HENRIQUES fundou a Sociedade Broteriana e com ela um Boletim — o Boletim da Sociedade Broteriana — destinado a dar conhecimento aos sócios da actividade da agremiação e a publicar os trabalhos científicos da mesma. Sob a direcção de JÚLIO HENRIQUES, o aparecimento da revista foi relativamente regular e em 1920 encontravam-se publicados 28 volumes. Com o envelhecimento do grande Mestre e o desaparecimento dos seus colaboradores, o Boletim foi definhando, até que, em 1920, a colaboração que obtinha era bastante diminuta e a sua tiragem não excedia 80 exemplares (fig. 3). JÚLIO HENRIQUES, que nessa data contava já 82 anos, estava disposto a terminar a publicação da revista.

O Boletim, porém, contava 40 anos de vida e um passado dos mais brilhantes. À sua custa tinha-se enriquecido bastante a biblioteca do Instituto. O seu desaparecimento ocasionaria sem dúvida má impressão nos centros científicos relacionados com o Instituto e afectaria consideràvelmente a biblioteca. Discutindo estas questões, os Profs. CARRISSO e QUINTANILHA terminaram por concordar em que era necessário fazer todos os esforços para que o Boletim não interrompesse a sua publicação. Feito um apêlo a todos os que em Portugal poderiam colaborar na revista — PEREIRA COUTINHO, GONÇALO SAMPAIO, CARLOS FRANÇA, ANTÓNIO MACHADO, etc. — iniciou-se a publicação da segunda série,

dirigida por aqueles dois professores, que conta já 12 volumes.

A primeira série contém quási ùnicamente trabalhos de taxonomia; na segunda, porém, aparecem ao lado de trabalhos de sistemática outros de citologia, fisiologia, anatomia e genética, de modo que o Boletim foi assim transformado numa revista de botânica geral. Ao mesmo tempo, melhorou o seu aspecto gráfico e passou a interessar um público cada vez maior. A sua tiragem, como mostra o gráfico da fig. 3, aumentou enormemente e em 1937 era de 700 exemplares!

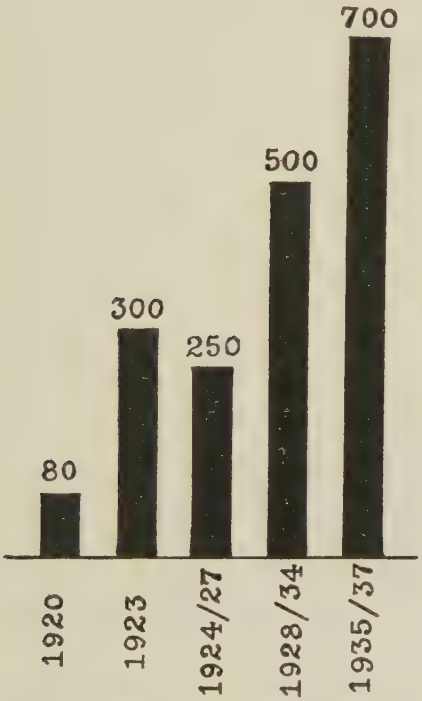


Fig. 3. — Gráfico da variação da tiragem do Boletim da Sociedade Broteriana desde 1920 até 1937.

Em 1930, o Prof. CARRISSO fundou uma nova revista intitulada «Memórias da Sociedade Broteriana». Esta publicação, que não tem periodicidade, destina-se principalmente a trabalhos de florística e de fitogeografia, que necessitem um formato maior que o do Boletim.

Com a aparição da segunda série, o Boletim tornou-se uma revista especializada, onde certamente destoaria a publicação de dados sôbre a vida da Sociedade, exortações e indicações aos sócios, artigos de vulgarização, etc. Por êste motivo, reorganizando a Sociedade Broteriana, o Dr. CARRISSO fundou, em 1935, uma nova revista, «Anuário da Sociedade Broteriana», que passou a desempenhar precisamente as funções apontadas, que não cabiam já no âmbito do Boletim.

Com alguns livros existentes no Museu e outros que lhe foram cedidos pela Biblioteca Geral da Universidade, JÚLIO HENRIQUES fundou a biblioteca do Instituto, que foi instalada no seu próprio gabinete de trabalho. Com a verba de que podia dispor para a aquisição de livros e com as permutas que conseguiu obter para o Boletim, foi aumentando a pouco e pouco essa biblioteca. O catálogo por êle publicado em 1912 menciona um total de 4711 volumes.

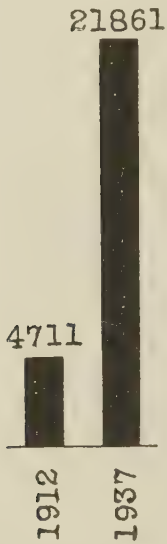


Fig. 4. — Gráfico indicativo do aumento do número de volumes da Biblioteca.

A-pesar-de faltarem completamente os dados, é provável que, devido principalmente à Grande Guerra, o incremento da biblioteca entre 1912 e 1922 tenha sido pouco sensível. Em 1922, após o início da segunda série, os novos redactores dirigiram-se às Sociedades científicas que publicavam revistas, pedindo-lhes permuta com o seu Boletim. Dirigiram-se também aos Institutos congéneres pedindo-lhes permuta com os trabalhos publicados pelos seus investigadores. Uma propaganda bem orientada deu resultados magníficos, a ponto de ser hoje o Boletim uma revista que recebe também, todos os anos, bastantes solicitações de troca.

Graças ao facto de, das verbas do Instituto, se ter destinado mais dinheiro à assinatura de revistas e à aquisição de livros de texto e sobretudo aos resultados excepcionais colhidos da campanha de permutas levada a efeito, a biblioteca aumentou a olhos vistos, como é bem demonstrado pelo facto de, em 1937, possuir já um total de 21.861 volumes (fig. 4). O gráfico da figura 5, mostrando o número de volumes de revistas periódicas que entraram durante os anos de 1930 a 1936, é também um testemunho deveras elucidativo dêste desenvolvimento.

O aumento progressivo da biblioteca obrigou o Prof. CARRISSO a deslocá-la da sua instalação primitiva, extremamente acanhada, para as salas que constituem actualmente

o Laboratório dos cursos especiais e seus anexos (31, 32, 33 e 34, fig. 2). Em breve, porém, o espaço se tornou insuficiente e o Dr. CARRISSO viu-se obrigado a adaptar à sua instalação uma divisão extremamente húmida e sem luz,

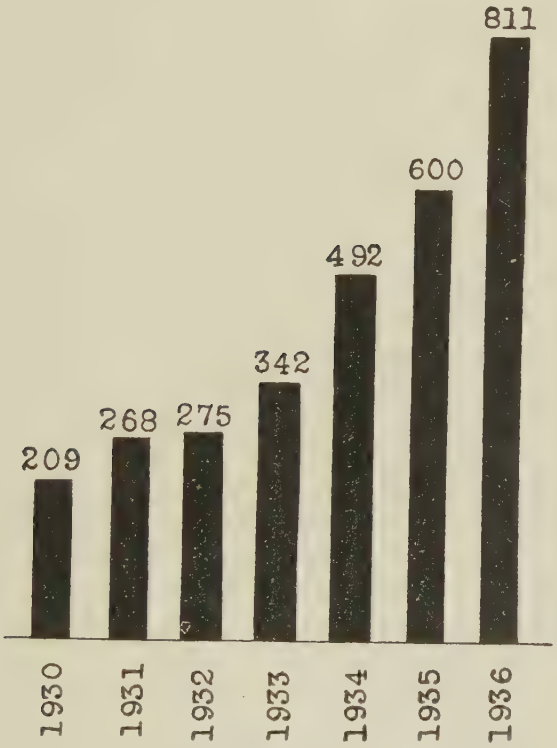


Fig. 5. — Representação gráfica do movimento de entrada de volumes de revistas periódicas durante os anos de 1930 a 1936.

localizada na ala Nordeste do edifício. Depois de lhe introduzir diversos melhoramentos, conseguiu obter uma instalação que poderia considerar-se boa se não fôsse a excessiva humidade que, não sendo possível evitar-se, ameaçava constantemente a conservação dos livros.

4) *O Herbário*

Como dissemos, JÚLIO HENRIQUES, após o seu jubileu, foi nomeado Naturalista e Director do Herbário. Esta determinação foi infeliz, porquanto o saüdoso Mestre, atingidos os 80 anos, não se encontrava com fôrças para ocupar êsses cargos e impedia que o lugar de naturalista fôsse provido. Desta maneira, esta secção do Instituto esteve por assim dizer paralizada até ao momento em que JÚLIO HENRIQUES deixou de a visitar com regularidade.

Logo que assumiu a direcção do Herbário, o Prof. CARRISSO realizou numerosas e importantes explorações botânicas em Portugal com o objectivo de aumentar as colecções portuguesas. Os Herbários coloniais foram também extraordinàriamente acrescidos, graças às consideráveis colheitas realizadas durante as Missões que organizou e à vinda de valiosas colecções, efectuadas principalmente por antigos alunos do Instituto, residentes nas Colónias, a quem o Prof. CARRISSO tinha incutido o interêsse pelas explorações botânicas.

Além de ter aumentado as colecções, procurou também instalá-las o melhor possível. Para atingir êsse objectivo, introduziu diversas modificações que permitiram uma melhor conservação dos exemplares, um melhor aproveitamento do espaço existente e tornaram os herbários de mais fácil manejo.

5) *O Jardim*

Um Jardim como o de Coimbra, em que tem de se atender simultâneamente a objectivos científicos e panorâmicos, necessita que os seus serviços sejam dirigidos por um Jardineiro chefe que, além de ter conhecimentos botânicos, seja, até certo ponto, um paisagista. Em Portugal, infelizmente, não havendo escolas de jardinagem, não se encontram com facilidade indivíduos que, com competência, possam ocupar êste cargo. Por outro lado, sendo os vencimentos de um Jardineiro chefe extremamente baixos, não se encontraria uma pessoa, dotada dos conhe-

cimentos e das qualidades necessárias, que aceitasse o referido lugar. Compreende-se, assim, que o Dr. CARRISSO, a-pesar-de tôda a sua boa vontade, não conseguisse resolver êste problema. Por tal motivo, viu-se constrangido a ocupar-se pessoalmente do Jardim, o que lhe roubava muito tempo e lhe causava inúmeras preocupações.

Dirigindo êsses serviços, procurou aumentar o espaço destinado ao público e esforçou-se para que o Jardim mantivesse sempre um aspecto atraente. Dêste modo, promoveu a cultura de numerosas plantas ornamentais, dispondo-as com acentuado gôsto artístico.

Verificando que as faces do Jardim voltadas para a Alameda JÚLIO HENRIQUES e para a Rua VANDELLI estavam revestidas por árvores diversas que, principalmente em virtude da irregularidade da sua disposição, formavam um conjunto de pouca beleza, plantou ao longo delas uma linha de Coníferas destinada a formar a cortina envolvente do Jardim. Logo que as antigas árvores desapareçam de todo e essas Coníferas atinjam um maior desenvolvimento, o aspecto do Jardim terá certamente melhorado bastante.

Remodelou as estufas e instalou aquecimento em duas delas. Tendo em mira a educação do grande público, pôs em cultura, numa dessas estufas, além de variadíssimas plantas ornamentais, exemplares de plantas cultivadas nas nossas Colónias. Na outra, remodelada sob plano de sua autoria, pôs em cultura a famosa *Victoria regia* Lindl.

Esforçou-se para que as Escolas estivessem completas e as suas plantas rigorosamente classificadas. Ajardinou em parte a Mata e numa das suas encostas instalou, em moldes diferentes dos antigos, a Escola das Monocotiledóneas. Procedeu à plantação de uma notável colecção de Eucaliptos, instalou viveiros e organizou várias colecções de plantas ornamentais, entre as quais se destaca uma magnífica colecção de suculentas.

Em todos os trabalhos empreendidos, quer no Jardim quer na Mata, teve sempre a rara felicidade de conseguir harmonizar os interêsses científicos com os aspectos panorâmicos.

6) *A troca de sementes*

O serviço de troca de sementes foi iniciado em 1868 pelo Jardineiro chefe da época, EDMOND GOETZE. Publicou-se, nesse mesmo ano, o primeiro número do «Index Seminum» que continuou a aparecer regularmente até 1918. Êste serviço, que tinha decaído consideràvelmente durante os

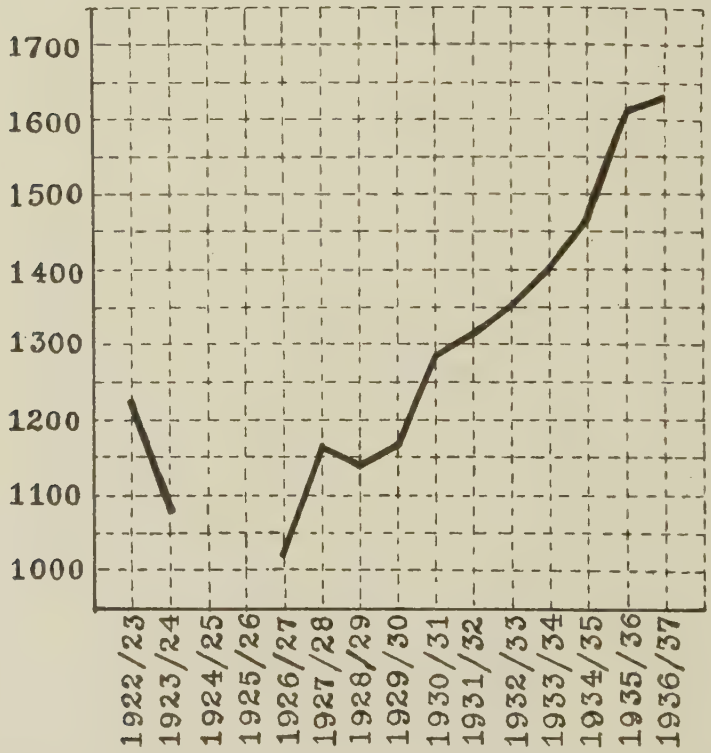


Fig. 6. — Representação gráfica do movimento do serviço de troca de sementes; em ordenadas o número de espécies oferecidas.

últimos anos da direcção de JÚLIO HENRIQUES, foi suspenso em 1918 para recomeçar em 1922. O seu funcionamento, porém, não satisfez o Doutor CARRISSO que voltou a suspendê-lo para o fazer recomeçar, em 1926, após uma profunda remodelação. Depois desta data, o serviço desenvolveu-se consideràvelmente, como é pôsto em evidência pelos

gráficos das figuras 6 e 7, que mostram, respectivamente, o número de espécies oferecidas e o número de pedidos satisfeitos durante os anos de 1922-1937.

O elevado número de pedidos que é necessário satis-

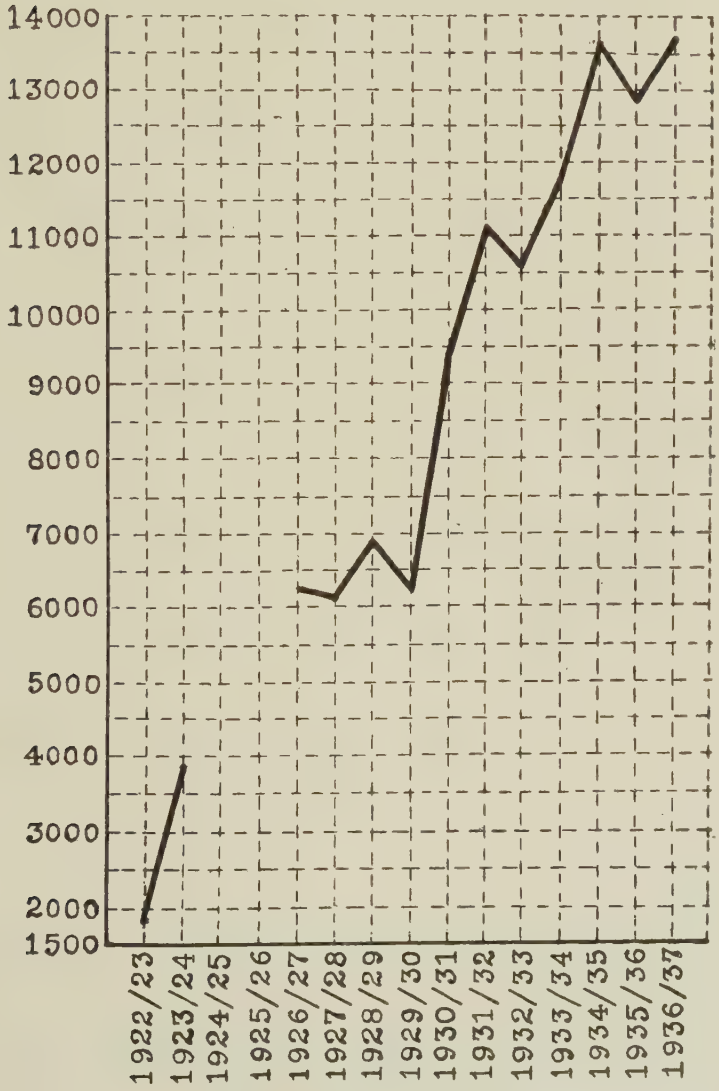


Fig. 7. — Gráfico indicativo do número de pedidos satisfeitos durante os anos de 1922-1937.

fazer todos os anos constitue o mais seguro indício de que os serviços do Jardim de Coimbra inspiram uma grande confiança. O Prof. DIELS, Director do Jardim Botânico de Berlim, dizia, segundo ouvi várias vezes ao Prof. QUINTANILHA, que o Jardim de Coimbra era considerado entre os 6 mais importantes do Mundo.

Verificando o Doutor CARRISSO que em quási todos os catálogos eram oferecidas sementes de plantas que não tinham sido determinadas com exactidão, levantou a ideia de os diversos Jardins Botânicos se corrigirem mùtuamente, comunicando uns aos outros os erros que porventura encontrassem. Esta sugestão, que recebeu o melhor acolhimento, está sendo hoje largamente adoptada.

A REORGANIZAÇÃO DA SOCIEDADE BROTERIANA

Em 1880, num momento de feliz inspiração, JÚLIO HENRIQUES fundou a Sociedade Broteriana na qual conseguiu agrupar todas as pessoas que em Portugal se interessavam pelos estudos botânicos. Sob o estímulo do ilustre Professor, os sócios trabalharam com entusiasmo e muitos e valiosos elementos, respeitantes ao conhecimento da flora de Portugal e das Colónias, foram assim reünidos. À medida, porém, que JÚLIO HENRIQUES ia envelhecendo, a Sociedade definhava, porquanto não eram recrutados novos sócios que substituíssem os antigos que iam desaparecendo. Dêste modo, em 1918, a Sociedade tinha apenas uma existência virtual e, desde essa data até 1933, esteve, por assim dizer, reduzida ao pessoal docente do Instituto Botânico. Em 1933, o Prof. CARRISSO, elaborando e fazendo com que fôssem aprovados novos Estatutos, reorganizou-a em moldes modernos.

Depois da aprovação destes Estatutos, pediu a colaboração de todos quantos em Portugal lhe poderiam prestar concurso e, desta maneira, enviou circulares aos professores de Botânica das outras Universidades, aos do Instituto Superior de Agronomia, aos das Escolas Agrícolas, aos engenheiros agrónomos, aos professores de Ciências Naturais dos Liceus, aos professores de instrução primá-

ria, aos farmacêuticos e aos párocos. Graças a uma propaganda bem orientada, conseguiu reünir uma centena de sócios, dos quais esperava uma colaboração semelhante à que noutros tempos tinha sido prestada a JÚLIO HENRIQUES.

A EXPLORAÇÃO BOTÂNICA DAS COLÓNIAS

Depois de um trabalho verdadeiramente gigantesco, durante o qual conseguiu reünir muitos dos elementos que serviram de base à elaboração da «Flora de Portugal», JÚLIO HENRIQUES, para quem a Pátria se não limitava à estreita faxa metropolitana, ocupou-se também do estudo das Colónias. Tôdas elas, de Cabo Verde a Macau, lhe mereceram atenção e sôbre elas publicou as listas das plantas que dali lhe tinham sido enviadas por alguns colectores, membros da Sociedade Broteriana, em regra particulares que, como êle, se interessavam pela inventariação florística dos nossos Domínios Ultramarinos. O seu interêsse, porém, convergiu principalmente sôbre a Ilha de S. Tomé, que êle próprio foi explorar, a-pesar-de se encontrar já na avançada idade de 65 anos. Dos seus estudos resultou o magnífico trabalho «A Ilha de S. Tomé sob o ponto de vista histórico-natural e agrícola», que constituíu um dos mais belos volumes do Boletim da Sociedade Broteriana.

A ideia da ocupação científica das Colónias — cuja utilidade e importância não é necessário encarecer — não morreu no Instituto Botânico com o desaparecimento de JÚLIO HENRIQUES. Pelo contrário, essa ideia adquiriu uma amplitude muito maior e tornou-se um dos pensamentos dominantes do Doutor CARRISSO. Convencido de que Portugal, a-pesar-dos incontroversos argumentos fornecidos pela sua história, necessita justificar a pertença das suas Colónias pela ocupação militar, política, científica e económica, pôs uma grande parte da actividade do Instituto que dirigia ao serviço da exploração botânica colonial e organizou, em 1927, a primeira Missão Botânica a Angola. Esta expedição tornou-se possível graças ao facto de, nessa data, ocupar o lugar de Secretário Provincial da Agricultura em Angola o Dr. TÔRRES GARCIA que, conhecendo bem o valor

do Dr. CARRISSO e o largo alcance que os estudos que êle ia realizar poderiam ter para a exploração agrícola da Colónia, lhe concedeu as maiores facilidades.

A Missão, constituída sòmente pelo Prof. CARRISSO e pelo naturalista do Instituto, A. MENDONÇA, partiu de Portugal em 1 de Junho de 1927 e regressou em 13 de Dezembro do mesmo ano. Durante ela, os dois naturalistas percorreram o longo itinerário representado no mapa da fig. 8, organizaram uma grande colecção de exemplares de herbário e recolheram abundante documentação fotográfica. Esta foi depois reduzida a diapositivos e destes se organizaram colecções, que o Dr. CARRISSO, guiado pelo seu admirável senso pedagógico, fez distribuir profusamente pelos Liceus, com o objectivo de fazer propaganda de Angola e tornar mais atraente o ensino da Geografia.

Esta primeira viagem foi o baptismo colonial do Dr. CARRISSO que, uma vez em contacto com a terra angolana, se não limitou a ser o cientista que se ocupa exclusivamente dos assuntos da sua especialidade. Ante os seus olhos deslumbrados, Angola surgiu tal como êle nunca a sonhara: vasta e feracíssima região, cheia de encantos e riquezas, magnífico campo onde a iniciativa bem orientada dos novos estaria sem dúvida votada a um êxito seguro. Sôbre a alegria que a verificação dêste facto tinha despertado no seu coração de patriota, pairava, no entanto, uma pesada nuvem: os portugueses metropolitanos não conheciam suficientemente o seu magnífico Império. E foi então que no espírito lhe surgiu a sua grandiosa ideia colonial, ideia pela qual tanto lutou e à qual sacrificou a própria vida.

Regressando de uma Missão, o seu espírito, que jamais conheceu a inactividade, concebeu a realização de uma outra: mostrar aos portugueses metropolitanos quão grandioso era o Património Ultramarino do seu Império e que lá longe existiam também portugueses, lutando denodadamente com o fito de elevarem bem alto o nome de Portugal, que bem mereciam não ficar ignorados. E o Dr. CARRISSO, em quem um dos traços mais vincados da sua personalidade era o ser um homem de acção, não hesitou um momento

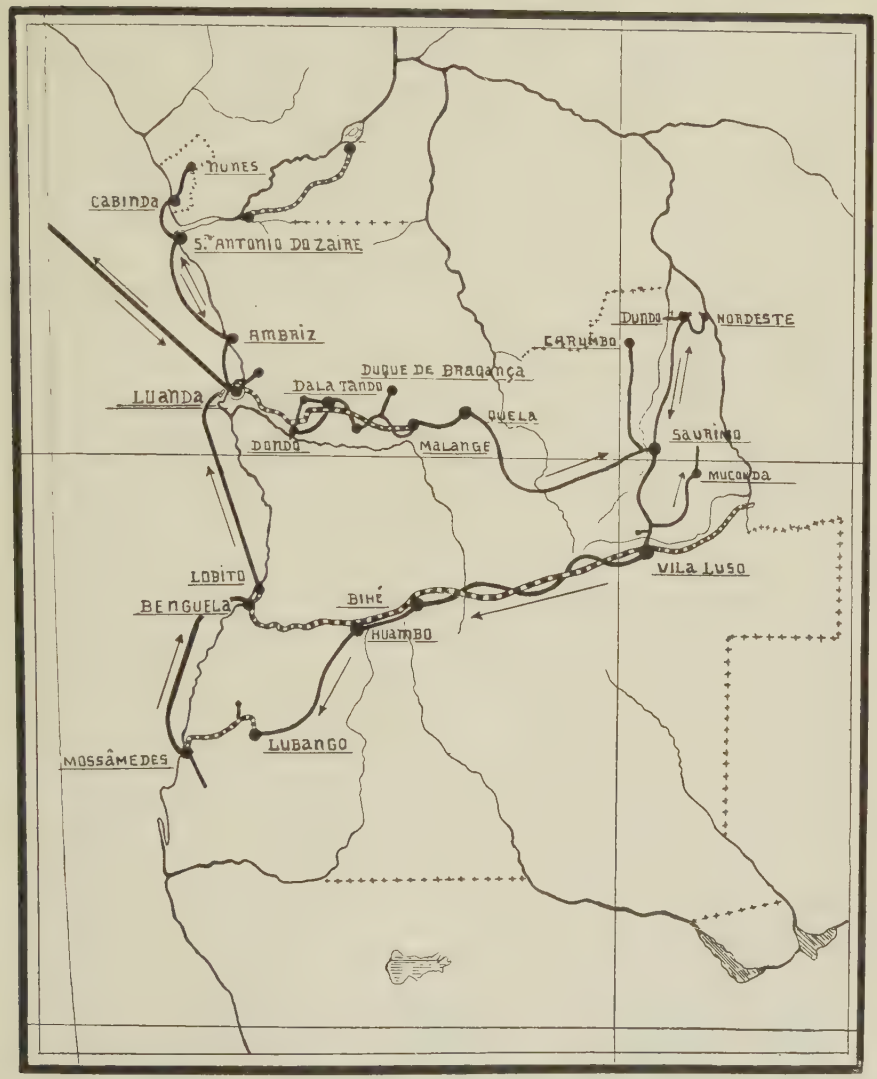


Fig. 8. — Carta de Angola mostrando o itinerário da Missão Botânica de 1927. (Reprodução de uma carta publicada pelo Prof. CARRISSO em «A missão botânica da Universidade de Coimbra à colónia de Angola, em 1927», *Boletim da Sociedade Broteriana*, VI (2.ª série), 309-312, 1929-30).

em meter ombros à emprêsa, eminentemente patriótica, da evangelização colonial da Metrópole. E, assim, em 1928, na Sala dos Capelos da Universidade de Coimbra, proferiu, perante um auditório dos mais selectos, a sua esplêndida oração «O problema colonial perante a Nação». Nessa conferência, dedicada à mocidade de Portugal, teve palavras de fé e de esperança nos destinos da raça e essas palavras, inflamadas do mais puro patriotismo, encontraram eco no coração de todos os que o escutavam.

Era, no entanto, necessário que o seu entusiasmo e a sua fé ardente fôssem transmitidos a mais portugueses que, como êle, vissem e sentissem o Portugal Ultramarino. E para que esta ideia se tornasse realidade, organizou e conduziu, em 1929, a Missão Académica a Angola, cujos resultados foram tão fecundos. Sob a sua direcção, cêrca de 20 professores e alunos das Escolas Superiores visitaram Angola e dali regressaram com o coração repleto de carinho por todos os portugueses de Além-mar e com a noção concreta do inestimável valor das nossas Possessões Ultramarinas como esteios da Nacionalidade. E, como o previra, os componentes da Missão transformaram-se em outros tantos apóstolos da ideia colonial.

Entretanto o Prof. CARRISSO não descurou os trabalhos do Instituto Botânico, preocupando-se constantemente com o estudo do material reünido. Analisando as possibilidades do Herbário, verificou, com tristeza, que os recursos não eram grandes, pois que nem dispunha de pessoal científico suficiente, nem possuía colecções de comparação e lhe faltava, além disso, muita bibliografia. A-pesar-destas deficiências, não desanimou e, coadjuvado pelo seu naturalista MENDONÇA, meteu ombros à emprêsa da elaboração de um «Sylloge Florae Angolensis», único trabalho que o apetrechamento do Instituto permitia. Na execução dêsse plano se trabalhou durante cêrca de três anos, até que, em 1934, o Instituto recebeu a visita do naturalista do Museu Britânico A. W. EXELL, que veio a Coimbra com o objectivo de completar os seus estudos sôbre a flora de S. Tomé.

O Prof. CARRISSO conversou com EXELL sôbre o que se

estava fazendo em Coimbra e lamentou que os magros recursos do Instituto lhe não permitissem levar a cabo uma obra de maior amplitude e de maior rigor científico que o «Sylloge». EXELL deu-lhe os seus conselhos de naturalista experimentado, ao mesmo tempo que lhe dizia que os estudos que se estavam realizando em Coimbra interessavam sobremaneira o Museu Britânico, onde se dedicava particular atenção ao estudo da flora de Angola, em virtude de ser esta instituïção a que dispunha das mais numerosas e mais ricas colecções efectuadas naquela região de África.

Em conseqüência das conversações com EXELL, o Dr. CARRISSO concebeu a ideia de obter a colaboração do Museu Britânico para a elaboração de um «Conspectus» da flora de Angola, obra mais vasta e de maior utilidade que o «Sylloge». A troca de impressões com o naturalista EXELL animou-o a dirigir-se ao Director da Secção de Botânica do Museu Britânico, Dr. J. RAMSBOTTOM, a quem expôs o seu plano ao mesmo tempo que solicitava a colaboração do Museu Britânico. O Prof. CARRISSO encontrou o melhor acolhimento da parte do Dr. RAMSBOTTOM que, concordando com o plano que lhe tinha sido apresentado, obteve para êle o assentimento da Direcção do Museu Britânico. Obtida uma resposta afirmativa, o Prof. CARRISSO conseguiu também a concordância do Conselho da Faculdade de Ciências e assim foi estabelecido que as duas instituïções — Museu Britânico e Instituto Botânico de Coimbra — colaborariam na elaboração do «Conspectus Florae Angolensis».

Dando início a êsse plano de colaboração, o naturalista do Instituto Botânico, F. A. MENDONÇA, foi para Londres em 1935 trabalhar com EXELL. Estes dois naturalistas, depois de estudarem os materiais existentes em Coimbra e Londres e depois de terem visitado juntos os Herbários de Bruxelas e Berlim, concluíram o primeiro fascículo do volume I do «Conspectus», incluindo as famílias das Ranunculáceas às Malváceas, na seqüência de BENTHAM e HOOKER. Esta primeira parte da obra assim iniciada viu a luz da publicidade em Fevereiro de 1937.

Entretanto o Dr. CARRISSO aspirava a que o «Conspectus» fôsse o mais completo possível e, por isso, pensava em futuras explorações. Desta maneira, depois de um esfôrço verdadeiramente titânico, conseguiu organizar a Missão de

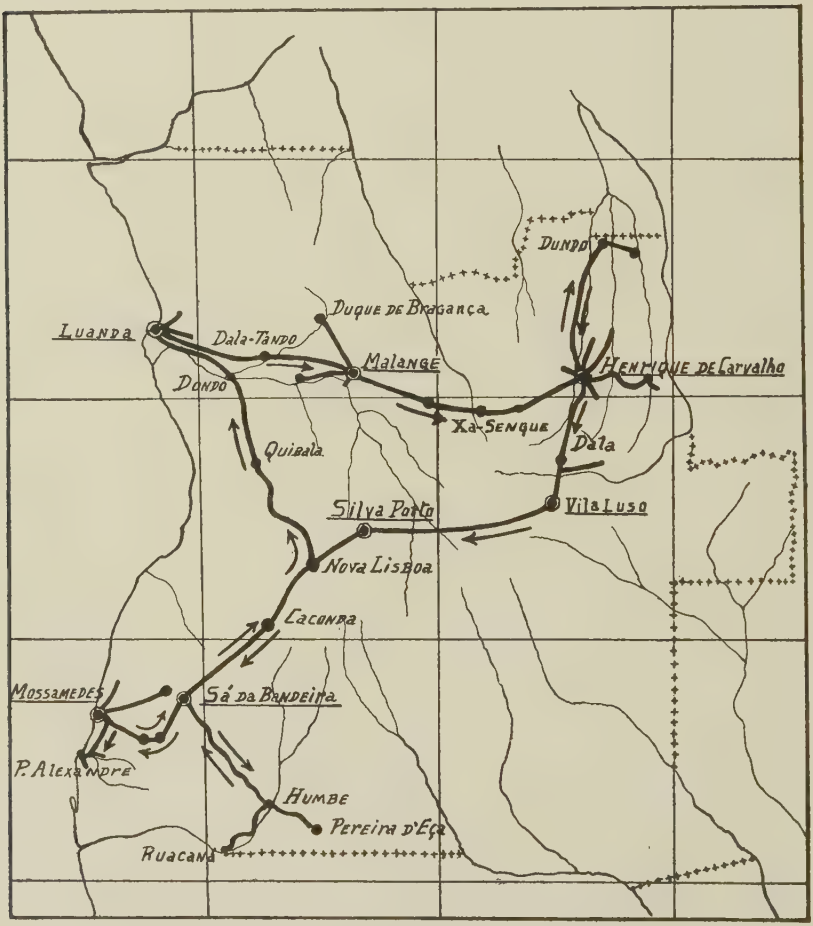


Fig. 9. — Itinerário percorrido pela Missão Botânica de 1937. (Carta elaborada sôbre dados amàvelmente fornecidos pelo Sr. Dr. F. A. MENDONÇA).

1937 na qual agregou, além de sua Espôsa, inseparável companheira de todos os momentos de luta, o naturalista do Instituto Botânico, F. A. MENDONÇA, o auxiliar de naturalista do mesmo Instituto, FRANCISCO DE SOUSA, e o Licen-

ciado em Ciências Biológicas JARA DE CARVALHO. A estes membros foi também agregado, por parte de Angola, o técnico agrícola J. GOSSWEILER, explorador a quem se devem valiosas colecções, realizadas durante a sua já longa permanência naquela Colónia.

Logo que obteve a certeza de que a Missão se realizaria, o Dr. CARRISSO convidou EXELL a acompanhá-lo. Obtido o necessário assentimento da Direcção do Museu Britânico, aquele naturalista, acompanhado por sua Espôsa, foi reünir-se em Luanda aos outros membros da Missão que, desta maneira, ficou a ser constituída por oito pessoas.

Esta Missão, que foi a mais ampla de quantas se têm organizado até à data, percorreu o longo itinerário representado na figura 9 e o trabalho realizado, num lapso de tempo relativamente curto, foi considerável. Assim, efectuaram-se três valiosíssimas colecções — CARRISSO & SOUSA, EXELL & MENDONÇA e GOSSWEILER — compreendendo um total de 5.030 números (cêrca de 25.000 exemplares), entre os quais figuram muitos espécimes de alto valor científico.

As outras colónias mereceram também a atenção do Prof. CARRISSO. Dada a impossibilidade de as explorar directamente como estava fazendo para Angola, conseguiu obter a colaboração de vários técnicos e amadores, alguns deles antigos discípulos, que organizavam as suas colecções e as enviavam regularmente para o Instituto Botânico. Entre êsses colectores são dignos de especial menção GOMES E SOUSA, ROCHA DA TÔRRE, D. MARIA SOFIA POMBA GUERRA, BAPTISTA, J. ESPÍRITO SANTO e GUERREIRO BEATRIZ.

A INVESTIGAÇÃO CIENTÍFICA

O problema da investigação científica mereceu ao Prof. CARRISSO a mais acrisolada das atenções. Os seus projectos sôbre o futuro da investigação no Instituto Botânico encontram-se, como vimos, na carta que dirigiu ao Prof. QUINTANILHA quando lhe endereçou o convite para vir ocupar o lugar de primeiro assistente em Coimbra, pois que, nessa carta, dizia que o Instituto deveria comportar três secções — o Laboratório, o Herbário e o Jardim — que teriam simul-

tâneamente funções de ensino e de investigação. O Laboratório seria confiado ao Dr. QUINTANILHA, onde êste poderia continuar os seus trabalhos e organizar uma secção de Biologia Experimental.

Nesta ordem de ideias, O Prof. CARRISSO, logo após a chegada do Dr. QUINTANILHA, entregou-lhe a subdirecção do Laboratório. QUINTANILHA iniciou imediatamente as investigações e o primeiro trabalho produzido foi a sua dissertação de doutoramento «Contribuïção ao estudo dos *Synchytrium*». Neste trabalho, publicado em 1925, QUINTANILHA, relatando pela primeira vez o aparecimento do *Synchytrium papillatum* Farlow em Portugal, esforça-se por elucidar o ciclo da vida dêste parasita, o que é quási completamente conseguido. No ano seguinte, QUINTANILHA publicou um segundo trabalho, «O problema das plantas carnívoras», que constituíu a sua dissertação de concurso para Professor Catedrático. Neste trabalho, procura elucidar o problema da digestão no *Drosophyllum lusitanicum* para o que utiliza principalmente métodos citológicos. Desta maneira, é prestada particular atenção ao comportamento do condrioma e do vacuoma das células glandulares durante as diversas fases da digestão e os resultados obtidos são do maior interêsse.

Ao contacto do entusiasmo comunicativo do Prof. QUINTANILHA, vários dos seus discípulos começaram também a trabalhar em Citologia. Entre êles merecem especial destaque a Sr.ª D. MARIA BAPTISTA MOREIRA que trabalhou sôbre Hepáticas, tendo publicado um artigo subordinado ao título «Algumas notas sôbre o gametófita e esporófita da *Targionia hypophylla*», e o Dr. A. GONÇALVES DA CUNHA, actual encarregado de Curso de Botânica na Universidade de Lisboa, cuja obra, principalmente no domínio da Citologia, é já hoje de-veras notável.

Em 1928, QUINTANILHA foi para Berlim, onde, trabalhando no «Pflanzenphysiologisches Institut», debaixo da direcção de KNIEP, e mais tarde, depois da morte dêste investigador, no «Kaiser Wilhelm Institut für Biologie», se especializou nos complexos problemas da determinação e hereditariedade do sexo. Dêsse estágio de três anos colheu QUIN-

TANILHA os maiores benefícios e durante êle trabalhou intensamente sôbre a determinação e hereditariedade do sexo nos Basidiomicetes. Os resultados das suas longas investigações surgiram logo após o seu regresso a Portugal com a publicação, em 1933, do importante trabalho «Le problème de la sexualité chez les Basidiomycètes», seguido, em 1935, de um outro, não menos importante, «Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes».

Em 1928, ABÍLIO FERNANDES fez a aprendizagem das técnicas citológicas e histológicas debaixo da direcção do Prof. QUINTANILHA e em 1930 iniciou estudos de cariologia comparada, com o objectivo de averiguar até que ponto o número e a forma dos cromosomas somáticos poderiam contribuir para a resolução de problemas de taxonomia e de filogenia. A publicação da sua dissertação de doutoramento, «Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas», marcou o início de uma série de trabalhos que tem vindo publicando sôbre o assunto desde 1931. Além da cario-sistemática, FERNANDES abordou também outros assuntos, entre os quais se destacam o problema da mixoploidia e o do significado e comportamento dos satélites durante a mitose.

Enquanto que o Laboratório era a sede dos trabalhos referidos, no Herbário investigava-se também intensamente: o Prof. CARRISSO lançava as bases para o estudo fitogeográfico do País, iniciando a sua cartografia corológica; MENDONÇA trabalhava no estudo das floras portuguesa e colonial; TABORDA DE MORAIS, finalmente, ocupava-se da florística do género *Potamogeton*, da sistemática e genética do género *Avena* e das plantas notáveis de Portugal.

Para se fazer uma ideia da actividade do Instituto, damos, em seguida, uma lista dos trabalhos publicados pelo seu pessoal durante a direcção do Doutor CARRISSO:

L. W. CARRISSO

A Missão botânica da Universidade de Coimbra à Colónia de Angola, em 1927. — *Bol. Soc. Broteriana*, VI (2.ª sér.), 309-312, 1929-1930.

O problema colonial perante a Nação. — Conferência

realizada na Sala dos Capelos da Universidade de Coimbra, 1928.

Investigação Scientífica Colonial. — Conferência da «Semana das Colónias» realizada na Sociedade de Geografia, em 28 de Maio de 1928. — *Bol. Agência Geral das Colónias*, n.º 38, 1928.

Colecções de fotografias diapositivas de Angola. 1.ª Série. N.os 1 a 20. (Comentários e notas explicativas). — *Revista Fac. Ciências da Universidade de Coimbra*, II, 74-99, 1932.

A Missão Académica a Angola; os seus objectivos e resultados. — *Bol. Agência Geral das Colónias*, n.º 81, 1932.

Função colonial das Missões Religiosas.—Conferência proferida na Associação dos Estudantes Católicos do Pôrto em 22 de Maio de 1933 e repetida no C. A. D. C. de Coimbra em 24 de Maio de 1933.

Ocupação científica das Colónias Portuguesas.—Conferência proferida na 1.ª Exposição Colonial Portuguesa, Pôrto, 1934.

A reorganização da Sociedade Broteriana. — *Notícias Farmacêuticas*, I, 4-8, 1934.

Relatório sôbre a Missão de Estudo realizada em 1929 na Colónia de Angola. — *O mundo português*, II, 1-5, 1935.

R. CHODAT E L. W. CARRISSO

Une nouvelle théorie de la Myrmécophilie. — *C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, XXXVII, 1920.

La Myrmécophilie des *Cordia* de la section *Gerascanthus*. — *Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2-sér., XII, n.º 6-9, 1920.

A. ERVIDEIRA

Contribuïção para o estudo da Flora Briológica de Portugal.—Imprensa Académica, Coimbra, 1919.

A. FERNANDES

Observations anatomiques et cytologiques sur *Narcissus bulbocodium* L.—*C. R. Soc. Biologie*, CIII, 1267, 1930.

Sur le nombre et la morphologie des chromosomes

chez quelques espèces du genre *Narcissus* L. — *Idem*, CV, 135, 1930.

Sur le nombre et la forme des chromosomes chez *Amaryllis belladona* L., *Pancratium maritimum* L. et *Ruscus aculeatus* L. — *Idem*, CV, 139, 1930.

Le nombre et la morphologie des chromosomes chez *Kniphophia aloides* Moench., *Zephyranthes Lindleyana* Herb. et quelques espèces du genre *Aloe* L. — *Idem*, CVI, 567, 1930.

Etudes sur les chromosomes. — *Bol. Soc. Broteriana*, VI (2.ª sér.), 294-308, 1929-1930.

Chromosomes et classification du genre *Narcissus* L. — *C. R. Soc. Biologie*, CX, 1065, 1931.

Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. — *Bol. Soc. Broteriana*, VII (2.ª sér.), 3-110, 1931.

L'hétéroploïdie chez *Narcissus bulbocodium* L. — *C. R. Ass. Anat.*, 28ème Réunion à Lisbonne, 1933.

Note sur les chromosomes de *Pancratium maritimum* L. — *Bol. Soc. Broteriana*, VIII (2.ª sér.), 168-175, 1933.

Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L. — *Revista Fac. de Ciências da Universidade de Coimbra*, III, 1933.

Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. — *Bol. Soc. Broteriana*, IX (2.ª sér.), 3-198, 1934.

Les satellites chez *Narcissus reflexus* Brot. et *N. triandrus* L. I. Les satellites des métaphases somatiques. — *Idem*, X (2.ª sér.), 249-277, 1935.

Remarque sur l'hétérostylie de *Narcissus triandrus* L. et *N. reflexus* Brot. — *Idem*, X (2.ª sér.), 278-288, 1935.

La mixoploïdie chez *Narcissus reflexus* Brot. — *Idem*, XI (2.ª sér), 27-42, 1936.

Les satellites chez les Narcisses. II. Les satellites pendant la mitose. — *Idem*, XI (2.ª sér.), 87-142, 1936.

Sur la caryologie de *Welwitschia mirabilis* Hook. f. — *Idem*, XI (2.ª sér.), 267-282, 1936.

Narcisos de Portugal. — *Anuário Soc. Broteriana*, II, 9-26, 1936.

Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. — *Bol. Soc. Broteriana*, XII (2.ª sér.), 93-118, 1937.

Les satellites chez les Narcisses. III. La nature du filament. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 139-158, 1937.

Le problème de *Narcissus tazetta* L. I. Les formes à 22 chromosomes somatiques. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 159-219, 1937.

F. A. MENDONÇA

Une nouvelle espèce de *Narcissus*. Remarques sur la distribution géographique des espèces appartenant au même cycle d'affinité. — *C. R. Soc. Biologie*, XCVI, 1253, 1927.

Contribuïção para o conhecimento da flora de Africa (Guiné Portuguesa). — *Bol. Soc. Broteriana*, VI (2.ª sér.), 313-317, 1929-1930.

Uma espécie nova do género *Narcissus*. — *Idem*, VI (2.ª sér.), 318-319, 1929-1930.

O habitat da *Welwitschia mirabilis*. — *Idem*, VI (2.ª sér.), 320-321, 1929-1930.

Agrostologia de Angola. I — *Maydeae e Andropogoneae*. — *Idem*, X (2.ª sér.), 3-42, 1935.

Origem dos nomes científicos das plantas. — *Anuário Soc. Broteriana*, I, 16-20, 1935.

F. A. MENDONÇA E ESTER P. DE SOUSA

Revisão das Ciperáceas portuguesas do Herbário de Coimbra. — *Bol. Soc. Broteriana*, VIII (2.ª sér.), 140-167, 1933.

A. W. EXELL E F. A. MENDONÇA

Novas espécies da flora de Angola. — *Bol. Soc. Broteriana*, XI (2.ª sér.), 46-48, 1936.

Notes on the Flora of Angola. — *Journ. of Bot.*, LXXIV, 17-18, 1936.

Notes on the Flora of Angola. — *Idem*, LXXIV, 133-140, 1936.

Conspectus Florae Angolensis, I, fasc. 1, 1937.

A. QUINTANILHA

Contribuïção ao estudo dos *Synchytrium*. — *Bol. Soc. Broteriana*, III (2.ª sér.), 88-195, 1925.

Miss Lilian Suzette Gibbs. — *Idem*, III (2.ª sér.), 239-241, 1925.

O problema das plantas carnívoras. Estudo citofisiológico da digestão no *Drosophyllum lusitanicum*. — *Idem*, IV (2.ª sér.), 44-129, 1926.

Carlos França. — *Idem*, IV (2.ª sér.), 155-158, 1926.

Edouard Hackel. — *Idem*, IV (2.ª sér.), 158-159, 1926.

Sur la possibilité de résoudre des problèmes cytologiques par des méthodes génétiques.—*C. R. Assoc. Anat.*, 28ème Réunion à Lisbonne, 1933.

Sur le pouvoir germinatif des spores de *Coprinus* L. — *C. R. Soc. Biologie*, CXV, 1933.

Le problème de la sexualité chez les Basidiomycètes (Recherches sur le genre *Coprinus*).—*Bol. Soc. Broteriana*, VIII (2.ª sér.), 3-99, 1933.

Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes.—*Idem*, X (2.ª sér.), 289-336, 1935.

A. TABORDA DE MORAIS

Relatório acêrca das algas que constituem o fêltro das marinhas portuguesas *apud* Charles Lepierre, A Indústria do Sal em Portugal, 1936.

Estudos nas aveias. I. As aveias portuguesas da secção *Euavena* Griseb.—*Bol. Soc. Broteriana*, XI (2.ª sér.), 49-72, 1936.

Notas sôbre a flora portuguesa. — *Idem*, XI (2.ª sér.), 153-168, 1936.

As árvores notáveis de Portugal. I.—*Anuário Soc. Broteriana*, II, 27-45, 1936.

As árvores notáveis de Portugal. II.—*Idem*, III, 11-47, 1937.

Notice sur le dépérissement de la *Zostera marina* L. au Portugal. — *Bol. Soc. Broteriana*, XII (2.ª sér.), 221-224, 1937.

Qu'est-ce qu' *Avena agraria* Brot. Son individualité et les formes voisines. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 225-252, 1937.

Les hybrides naturels d' *Avena sativa* L. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 253-286, 1937.

Brève discussion sur la génétique des Avoines. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 287-296, 1937.

Notícia sôbre a vida e a obra do Prof. Gonçalo Sampaio. — *Idem*, XII (2.ª sér.), 297-314, 1937.

O INVESTIGADOR

Tendo sido discípulo de JÚLIO HENRIQUES, o Prof. CARRISSO recebeu uma educação exclusiva de florista. O jovem Botânico, porém, que aspirava a muito mais do que a ficar um florista lineano, conseguiu ràpidamente, graças às suas raras qualidades intelectuais, ao seu notável bom senso e ao seu acerado espírito crítico, adicionar à cultura ministrada pelo Mestre os ensinamentos tirados de todos os outros ramos da Biologia. Desta maneira se transformou, em pouco tempo e à custa do próprio esfôrço, num botânico que poderia dedicar-se com êxito a qualquer especialidade.

No início da carreira, num momento em que a influência sôbre êle exercida pela sua escola era ainda intensa, o Prof. CARRISSO, ao contemplar o panorama dos estudos botânicos em Portugal, verificou que, além do campo já desbravado da florística das plantas vasculares, existia ainda o campo inexplorado da microflora, que aguardava o esfôrço dos novos.

Nascido na Figueira da Foz e tendo freqüentemente perante os olhos o espectáculo magnífico da Enseada de Buarcos, sentia-se irresistìvelmente atraído a prescrutar a vida que fervilhava naquelas águas que tantas vezes contemplou. E, assim, instalado num pequeno barco à vela, procedeu a numerosas pescas de plancton, anotando sempre cuidadosamente as condições do meio em que elas se realizavam.

A êste trabalho de colheita seguia-se a preparação e determinação dos exemplares recolhidos, tarefa que êle executava, com o maior entusiasmo, num pequeno laboratório que, para êsse efeito, instalou na sua própria casa da Figueira da Foz.

Como produto destas observações e determinações, surgiu, em 1911, o fascículo I dos «Materiais para o estudo

do Plancton na costa portuguesa», contendo os grupos *Flagelliae, Dinoflagelliae* e *Cystoflagelliae*, que constituiu a sua dissertação de doutoramento. Um pouco mais tarde, foi apresentado, como dissertação de concurso para o lugar de assistente, o fascículo II, contendo o grupo das *Bacillariales*.

Estes trabalhos são antecedidos de um longo estudo das condições do meio em que vivem os sêres planctónicos, o que mostra que já nessa data o Dr. CARRISSO dedicava extraordinário interêsse aos estudos ecológicos. Êste gôsto pela ecologia manifestou-o durante tôda a vida e exteriorizava-se freqüentemente junto dos seus alunos, pois que a contemplação da mais singela planta fazia sempre aflorar ao seu espírito um variado mundo de problemas.

Depois de ter sido nomeado assistente, caíu impiedosamente sôbre êle tôda a mole do ensino prático e êste excesso de serviço inibiu-o completamente, durante um período de vários anos, de continuar os trabalhos tão auspiciosamente iniciados.

Em 1920, fez um estágio de um ano em Genève, sob a direcção do célebre Professor ROBERT CHODAT. Seguiu com interêsse as investigações que se efectuavam nos Laboratórios daquele Professor e, durante a sua permanência ali, publicou, de colaboração com CHODAT, dois trabalhos sôbre mirmècofilia: «Une nouvelle théorie de la Myrmécophilie» *(C. R. Soc. Phys. Hist. Nat. Genève*, vol. XXXVII 1920) e «La Myrmécophilie des *Cordia* de la section *Gerascanthus*» *(Bull. Soc. Bot. de Genève*, 2-sér., vol. XII, n.° 6-9, 1920).

A realização destes trabalhos por um discípulo de um florista, que até ali tinha executado sòmente trabalhos de taxonomia, mostra de uma maneira bem nítida a grande maleabilidade intelectual do Prof. CARRISSO e as suas excepcionais qualidades.

O estágio durou pouco e, regressando a Portugal, encontrou a pesada responsabilidade da direcção de um Instituto que era necessário remodelar e desenvolver. A essa tarefa se consagrou de corpo e alma, abandonando, abnegadamente, as satisfações espirituais que o exercício da investigação científica lhe poderia conceder. Não po-

dendo investigar, esforçou-se constantemente em criar condições de trabalho, em animar e orientar todos os seus colaboradores, cujos sucessos eram por êle acolhidos com aquela satisfação que só os pais experimentam ao ter a ventura de assistir aos êxitos de um filho querido...

O PROFESSOR

Como professor, o Dr. CARRISSO esforçou-se por desenvolver e elevar o nível do ensino ministrado no Instituto Botânico. Dêste modo, após a vinda de QUINTANILHA, encarregou êste Professor da reorganização dos cursos teóricos de Botânica Médica e Morfologia e Fisiologia Vegetais e da elaboração dos respectivos trabalhos práticos. Por seu turno, tomou conta dos cursos de Botânica Sistemática e Ecologia Vegetal e Fitogeografia que, debaixo da sua acção, sofreram também um desenvolvimento considerável.

Os ambientes criados pelos Profs. CARRISSO e QUINTANILHA nos Laboratórios e no Herbário tinham alguma coisa que atraía e prendia os estudantes; alguma coisa que os levava a contrairem para com êles próprios a obrigação de satisfazer os Mestres; alguma coisa que lhes despertava incessantemente a sêde de conhecimentos! Desta maneira, as diversas secções do Instituto encontravam-se sempre repletas de estudantes, anciosos de se instruir, que passavam ali todas as horas que a freqüência das outras disciplinas lhes deixava disponíveis. A verificação de que os estudantes correspondiam aos esforços que os professores e assistentes dispendiam era acolhida pelo Dr. CARRISSO com a máxima satisfação.

Sempre que lhe era possível, o Prof. CARRISSO procurava dar aos alunos do Instituto uma ideia dos progressos realizados em qualquer dos ramos da Botânica. Dêste modo, realizou êle próprio diversas conferências, principalmente sôbre fitografia colonial, e a seu convite vários outros professores das escolas portuguesas trouxeram também ali os seus ensinamentos. Se por Coimbra passava botânico estrangeiro em cuja especialidade se tivessem feito progressos recentes, convidava-o imediatamente a expôr,

perante os seus alunos, quer os resultados das próprias investigações, quer o estado actual de certos problemas. Assim, em 1928, o notável citologista francês G. MANGENOT fez algumas lições sôbre o estado dos conhecimentos adquiridos no estudo do citoplasma da célula vegetal. Em 1929, o célebre genetista alemão ERWIN BAUR, professor da Universidade de Berlim, fez uma conferência de grande interêsse, subordinada ao título «O problema da evolução visto à luz das novas investigações». Mais tarde, o distinto botânico francês A. CHEVALIER e o naturalista do Museu Britânico A. W. EXELL fizeram também conferências, respectivamente sôbre a flora de Cabo Verde e de S. Tomé e Príncipe.

Além disso, conseguiu trazer a Coimbra alguns professores estrangeiros com o fim de fazerem no Instituto cursos das suas especialidades. Em 1930, H. GAUSSEN, Professor da Universidade de Toulouse, fez um curso de Fitogeografia e diversas conferências sôbre a vegetação dos Pirenéus. Em 1934, JOH.ª VESTERDIJK, Professora da Universidade de Amsterdam e Directora do Instituto de Micologia de Baarn, auxiliada pela sua assistente Dr.ª CHRISTINE BUISMAN, realizou um curso teórico e prático de Micologia aplicada à patologia vegetal. Êste curso, que durou cêrca de duas semanas, além de ter sido freqüentado pelos alunos do Instituto Botânico de Coimbra, foi também seguido com muito interêsse por alguns professores, assistentes e licenciados das Faculdades de Ciências e Medicina das nossas Universidades.

Sob a sua égide, funcionou também no Instituto, durante os anos de 1925 a 1927, um Curso de Extensão Universitária Agrícola e Florestal, no decorrer do qual foram realizadas notáveis lições e conferências.

As aulas do Prof. CARRISSO tinham um encanto muito especial e eram seguidas com o maior interêsse por todos os seus alunos. Provinha êsse encanto da simplicidade, da elegância e da inexcedível clareza com que tratava todos os assuntos, mesmo os mais complexos. Nunca, no decorrer das suas lições, qualquer aluno experimentou sensação de fadiga depois de ter seguido o Mestre durante tôda a exposi-

ção. É que o Dr. CARRISSO, desejando sempre que todos os discípulos o pudessem acompanhar, tinha em grande conta a fadiga do aluno. E assim, logo que no auditório se começasse a esboçar o mais ligeiro sintoma de cansaço, o Dr. CARRISSO, com os olhos a brilhar de malícia por detrás dos seus grandes óculos, o que conferia ao seu rosto uma expressão de intensa alegria, contava com graça inexcedível, na sua linguagem elegante, uma anedota adequada ao momento que, além de ter o mérito de fazer fixar ao aluno o assunto de que se estava tratando, desanuviava o ambiente, permitindo que, depois, o auditório o continuasse a escutar com atenção.

O Prof. CARRISSO esforçou-se sempre para que, durante as suas aulas, o aluno se não limitasse a ser ùnicamente o receptáculo dos factos e das ideias expostas pelo Mestre. A todos era lícito interrompê-lo, em qualquer altura da lição, para apresentar uma dúvida ou solucionar o problema discutido de uma maneira diferente da que lhe tinha sido exposta. Provocava mesmo freqüentes vezes a controvérsia e essas discussões eram por êle magnìficamente aproveitadas para combater a timidez, desenvolver o espírito crítico e aperfeiçoar a exposição dos seus alunos.

Por vezes, o seu semblante modificava-se. O sorriso desaparecia e o rosto tomava uma expressão de serena gravidade. Desaparecia o Professor para surgir o Educador. Dos seus lábios saíam então, ditadas pela mais clarividente das Razões, aquelas palavras que, escutadas, têm o condão de fazer despertar no Homem a noção dos seus deveres sociais e de o conduzir pela senda do Trabalho, da Justiça e da Virtude. Existia assim à volta do Doutor CARRISSO — verdadeiro Mestre pela palavra e pelo exemplo — uma atmosfera da mais pura admiração e respeito, da maior simpatia e do mais desvelado carinho. De nenhum professor se poderá dizer com mais propriedade do que do Dr. CARRISSO: de cada aluno fez um Amigo que o recordará sempre com infinita saüdade.

Coimbra, Outubro de 1939.

ABÍLIO FERNANDES

ÉTUDES CYTOPHYSIOLOGIQUES SUR LES NECTAIRES DU PÉTIOLE DE LA FEUILLE DE *RICINUS COMMUNIS* L.

par

A. GONÇALVES DA CUNHA
(Institut Rocha Cabral, Lisbonne)

LES études anatomiques que nous avons entreprises sur les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* L. nous ont porté à la conviction que la sécrétion du nectar n'est pas seulement un cas de sortie du liquide nectarifère, mais plutôt un cas de sécrétion active; c'est à dire, les cellules des nectaires jouent un rôle actif dans la sécrétion du nectar.

Pour confirmer ou infirmer cette supposition nous avons entrepris des études cytologiques et cytophysiologiques, que nous exposerons dans les chapitres III et IV. Dans le chapitre I nous ferons un résumé historique sur la signification du môt *nectaire*. Un résumé de nos observations antérieures sur l'anatomie et l'embryogénie des nectaires extra-floraux de *Ricinus communis* L. sera donné au chapitre II. Enfin nous ferons la discussion des résultats présentés et essayerons d'expliquer cytophysiologiquement la sécrétion du nectar.

I

HISTORIQUE

La production des liquides sucrés dans les plantes est connue depuis longtemps. Aristote et Théophraste lui font des reférences. Mais ce fut Vaillant (1) en 1717 qui l'a étudié le premier, en donnant le nom de mielliers aux nectaires; ce nom de nectaire n'apparaît qu'en 1735, employé

(1) VAILLANT, *Discours sur la structure des fleurs*, Paris, 1717-18.

par Linné (1) pour désigner les parties qui produisent le miel. Hall (2), élève de Linné, décrit comme étant des nectaires des sépales et des pétales qui émettent des liquides sucrés. Boehmer (3, 4), Adanson (5) et Medicus (6), ont combattu vivement cette interprétation de Linné et de son école et la confusion s'est établi depuis ce moment et est constatée dans de nombreux travaux. Pour Desvaux (7) les nectaires faisaient partie de l'ovaire et il leur a donné le nom de glandes ovariennes. Turpin (8), au contraire, en les considérant comme des étamines, les a nommé phycostèmes. Saint-Hilaire (9) et d'autres auteurs ont pris une position intermédiaire et donné le nom de nectaires aux verticilles situés entre les étamines et l'ovaire.

Après cette interprétation toute morphologique du môt nectaire, qui a mis une si grande confusion dans les descriptions, les auteurs commencent à envisager le môt du point de vue physiologique, comme Ludwig (10) De Candolle (11) et bien d'autres, mais ils appellent nectaires tous les organes produisant ou accumulant des liquides nectarifères. Une distinction a été faite d'abord par Roth (12), qui a réservé le nom de nectaires pour les organes qui produisent le nectar. Enfin Clos (13), montrant la grande confusion que cette désignation a introduite dans la nomenclature botanique, a adopté une opinion radicale en proposant de la faire suprimer.

Jusqu'ici les chercheurs n'ont envisager que les parties

---

(1) Linné, C., *Syst. naturae.*
(2) Hall, *Nectaria florum,* Amoen. Acad., V, 266 et VI, 268, 1762.
(3) Boehmer, *Programma de ornamentis florum,* 1758.
(4) Id., *Additamenta Dissertationis de nectarii florum,* 1762.
(5) Adanson, *Familles des plantes,* 1763.
(6) Medicus, S. F. C., *Botanisches Beobachtungen,* Mannh., 1783.
(7) Desvaux, N. A., *Nomologie botanique,* Angers, 1817.
(8) Turpin, *Essai Icon. élém. et phys.,* 1820.
(9) Saint-Hilaire, A. de, *Éléments de Botanique,* 1822.
(10) Ludwig, Gottl., *Inst. hist. phys. regni vegetabili,* Lipsiae, 1757.
(11) De Candolle, *Organographie végétale,* Paris, 1827.
(12) Roth, *Römer und Usteri Mag. Bot.: De nectariorum munere.*
(13) Clos, M., Ann. Sc. Nat. Bot., IV sér., II, 23, 1842.

des fleurs produisant des sucres. Bravais (1) le premier a appellé nectaires les glandes produisant du nectar dans les pétioles de certaines feuilles et Caspary (2), suivant l'opinion de Bravais, a fixé l'interprétation du môt nectaire en distinguant les nectaires floraux et les nectaires extra-floraux ou extra-nuptiaux. Enfin Bonnier (3), qui a publié une magnifique monographie sur les nectaires et qui en donne une liste bibliographique assez complète, entend par tissu nectarifère *tout tissu de la plant, en contact avec l'exterieur, dans lequel s'accumulent en proportion notable les sucres des genres* saccharose *et glucose*... S'il *emploie, pour la facilité du langage, le mot* nectaire, c'est *toujours comme synonyme de tissu nectarifère.* Depuis cette étude de Bonnier, la signification de l'expression *nectaire* est restée absolument définie.

II

RECHERCHES ANATOMIQUES

Nous avons montré (4) que les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* L. se forment à partir d'un petit bourgeon apparaissant dans le pétiole et se développant comme un petit rameau. En effet, un faisceaux libéro-ligneux prend naissance dans les faisceaux libéro-ligneux du pétiole et s'avance dans le parenchyme et le colenchyme du pétiole, ces tissus et l'épiderme enveloppant les faisceaux pétiolaires et en leur formant une gaine qui les accompagne. Avec le développement de ces tissus, de nouvelles modifications ont lieu bientôt dans la partie antérieure du nectaire. Ces cellules parenchymateuses se divisent abondemment et le tissu augmente de volume, en traversant le parenchyme et le colenchyme qui le séparent de l'épiderme. De cette manière le parenchyme et le colenchyme sont interrompus dans la partie antérieure du

(1) Bravais, *Sur les nectaires*, Ann. Sc. Nat., Bot., 1842.

(2) Caspary, M., *De nectariis*, Elberfeld, 1848.

(3) Bonnier, G., *Les nectaires. Étude critique, anatomique et physiologique*, Paris, 1879.

(4) Gonçalves da Cunha, A., *L'anatomie des nectaires du pétiole de la feuille de* Ricinus communis *L.*, C. R. Soc. Biol., CVIII, 90, 1931.

nectaire et alors le faisceaux libéro-ligneux du nectaire ne se trouve séparé de l'épiderme que par le parenchyme qui l'engaine. En même temps que de nouvelles cellules se forment dans ce tissu, les espaces intercellulaires disparaissent et les cellules perdent leur forme plus ou moins sphérique qui devient polyédrique. Nous appellerons ce tissu un *parenchyme de diffusion.*

L'existence de vaisseaux chez quelques-unes des glandes nectarifères est connue depuis longtemps. Mirbel (1) en 1808 a fait la distinction entre glandes vasculaires, possédant des vaisseaux, et glandes cellulaires, qui ne les possèdent pas; parmi les premières de ces glandes, ce chercheur a étudié les glandes de *Coboea,* en décrivant la disposition de leurs vaisseaux. Dans un travail sur l'appendice staminal de *Corydalis bulbosa,* Soyer-Villemet (2) fait aussi des reférences à la disposition des vaisseaux. Brongniart (3), sur l'anatomie des nectaires de l'ovaire de certaines Monocotylédonées, Behrens (4), Poulsen (5), Reinke (6) et Bonnier (7), ont décrit aussi en détail l'anatomie des nectaires de nombreuses plantes. Nous enverrons le lecteur pour ces magnifiques monographies s'ils désirent des déscriptions plus détaillées sur les nectaires, et nous nous bornerons ici à décrire les observations qui nous intéressent pour bien compendre la cytophysiologie des nectaires extra-floraux de *Ricinus communis* L.

Les cellules de l'épiderme qui couvre le tissu de diffusion et le parenchyme d'origine corticale ont subi en même temps des modifications: — primitivement plus ou moins cubiques, elles prennent la forme cylindrique, se montrant

(1) Mirbel, *Mémoire sur l'organisation de la fleur,* Mem. de l'Inst., 1808.

(2) Soyer-Villemet, *Handbuch der Botanik,* 1827.

(3) Brongniart, *Mémoire sur les glandes nectarifères de l'ovaire.* Ann. Sc. Nat., Bot., IV sér., II, 1, 1854.

(4) Behrens, *Anatomische-physiologische Untersuchungen der Blüthen--Nektarien,* Flora, 1879.

(5) Poulsen, *Om nogle Trikomer og Nectarier,* Vidensk. medd. f. d. nat. For. i Kjöbenh., 1875.

(6) Reinke, *Beitrage zür der an Laubblättern,* Jahrb. f. wiss. Bot., X, 119, 1875.

(7) Bonnier, G., Loc. cit. (p. 3).

implantées perpendiculairement à la surface du nectaire, et leur cuticule s'épaisse par l'apposition interne de lames cellulosiques. En effet, tandis que les deux tiers externes prennent la couleur rouge avec la teinture d'Alkanne récente, comme la cuticule des cellules épidermiques du pétiole, le tiers interne donne la réaction de la cellulose. Cette cuticule si épaisse est facilemente déchirable; en effet, dans les coupes au microtome, il arrive très souvent qu'elle se présente déchirée par la pression de la lame, de telle sorte que nous ne trouvons à la surface de ces cellules que des lambeaux de cuticule à demi déchirés et détachés de l'extrémité distale des cellules.

Aussi nons avons pu voir que cette cuticule présente de nombreux et fins canalicules flexueux qui la traversent plus ou moins obliquement dés l'extrémité distale des cellules jusqu'à la périphérie, parfois en s'anastomosant et se ramifiant. On peut voir la terminaison de ces canalicules marquée par de petits orifices à la surface de la cuticule préalablement colorée par une solution saturée de violet de Hofmann dans l'alcool à 30°, additionée de 8 p. 100 d'acide acétique. Ces canalicules se détachent fortement colorés dans la cuticule teintée de violet pâle (1).

La découverte de ces canalicules traversant la cuticule des cellules épidermiques nous a été sugérée par un travail de Nieuwenhuis (2), qui a étudié les nectaires extra-floraux de plusieurs plantes, tels que *Endospermum moluccanum* Becc., *Aleurites moluccana* Willd. (=*A. triloba* Forst.), *Poinsettia pulcherrima* R. Grah. (=*Euphorbia pulcherrima* Willd.), *Helicteres hirsuta* Lour. var. *purpurea* et *Spathodea campanulata* Beauv. Dans l'épaisse cuticule qui couvre les cellules épidermiques de leurs nectaires, l'auteur a trouvé des canalicules tout à fait semblables à ceux que nous avons décrit dans la cuticule de l'épiderme des nectaires pétiolaires de *Ricinus communis* L.

(1) Gonçalves da Cunha, A., *Le mécanisme de l'excrétion du nectar dans les nectaires extra-nuptiaux de* Ricinus communis, C. R. Soc. Biol., CVIII, 205, 1931.

(2) Nieuwenhuis, Rec. Trav. Bot. Neerand,. XI, 291, 1914.

Les cellules épidermiques couvrant le collenchyme latéral ne présentent pas des modifications et se continuent sans interruption avec les cellules qui couvrent le colenchyme du pétiole; leur cuticule présente aussi la réaction caractéristique de la cutine.

En résumant, nous pouvons décrire dans les nectaires les tissus suivants: a) un épiderme qui continue l'épiderme du pétiole de la feuille et qui, dans la partie antérieure, présente des modifications très importantes pour l'interprétation des phénomènes de la sécrétion; b) un faisceau libéro-ligneux dont les éléments ligneux sont des vaisseaux annelés, spiralés et ponctués, en communication avec les faisceaux libéro-ligneux pétiolaires; c) un parenchyme formé par des cellules de petites dimensions et sans espaces intercellulaires, qui enveloppe le faisceau libéro-ligneux et qui est surtout abondant dans la partie antérieure du nectaire, où il constitue un parenchyme de diffusion; d) un parenchyme d'origine corticale, formé par des cellules arrondies, parfois de grandes dimensions, montrant des espaces intercellulaires et s'interrompant dans la partie antérieure du nectaire; e) un colenchyme d'origine corticale formé par des cellules de dimensions irrégulières et qui s'interrompe, lui aussi, dans la partie antérieure du nectaire.

III

RECHERCHES CYTOLOGIQUES

Les études anatomiques que nous venons de décrire montrent que ce sont les cellules de l'épiderme qui doivent jouer le rôle le plus important dans la sécrétion du nectar. Par ce fait nous avons étudié soigneusement ces cellules au point de vue cytologique, avant et pendant la sécrétion (1). Les modifications observées nous permettent de confirmer notre prévision et d'attribuer à ces cellules un rôle actif dans le processus sécréteur.

---

(1) Gonçalves da Cunha, A., *Quelques observations cytologiques sur les nectaires du pétiole de la feuille de* Ricinus communis *L.*, Bull. Soc. Port. Sc. Nat., XII, 121, 1936.

Les études cytologiques ont été faites sur du matériel traité par les méthodes de Regaud, Champy, Flemming, formol à 10 p. 100 et l'imprégnation argentique. Après la fixation par le Regaud et le formol à 10 p. 100 nous avons fait la coloration par l'hématoxyline férrique; les préparations fixées par le Champy et le Flemming ont été colorées respectivement par les méthodes de Kull et de Benda.

Les cellules cylindriques de l'épiderme sécrétoire sont longues de 7-8 μ et larges de 2-3 μ. Leur cuticule présente une épaissure de 0.5-1 μ environ. Leurs extrémités sont plus ou moins arrondies.

1. *Nucléome*

Les noyaux des cellules cylindriques sont ellipsoïdales ou ovales et occupent le tiers proximal des cellules dans les nectaires en voie de formation; très rarement on les rencontre dans le tiers moyen et jamais dans le tiers distal. Leur imprégnation par n'importe quel méthode est facile et ils se montrent intensement colorés. La réaction nucléoplasmique est élévé, les noyaux étant volumineux.

Dans des nectaires en des états de développement plus avancés, les noyaux se disloquent vers l'extrémité distale des cellules; on peut les rencontrer le plus souvent dans le tiers moyen ou même dans le tiers distal. Une autre modification qui nous a frapé ce fut la différence d'imprégnation que nous avons pu constater dans ces noyaux. En effet cette imprégnation est beaucoup moins intense que chez les nectaires en voie de développement.

Ces deux modifications sont suffisantes, à notre avis, pour affirmer que le noyau de ces cellules joue un rôle quelconque dans le processus de la sécrétion.

Rapprochons maintenant ces observations de celles que nous avons faites pendant la germination de la graine de Blé. Nous avons décrit ces observations (1), montrant que le noyau des cellules de l'assise glandulaire du scutel-

(1) Gonçalves da Cunha, A., *Études cytologiques sur la germination des graines*, Bol. Soc. Broteriana, 2.ª sér., VI, 6, 1928.

lum siège à la partie proximale de ces cellules avant le début de la germination, c'est à dire, lorsque la graine est en état de vie ralentie. Quand la germination est commencée, nous avons vu le noyau se déplacer vers la partie moyenne, siégeant à la partie distale pendant les phases les plus avancées de la germination.

Nous avons conclu de ces observations que le noyau s'approche du point de la cellule où la vie cellulaire est plus active. En effet, quand nous avons décrit les modifications qu'ont subies le chondriome et le vacuome de ces mêmes cellules au cours de la germination, nous avons montré que ces organites cellulaires s'accumulaient dans l'extrémité distale des cellules, et nous en avons conclu que c'était dans cette extrémité distale que l'activité cellulaire était plus grande.

Nous avons observé ces mêmes phénomènes chez les cellules de l'épiderme cylindrique des nectaires de *Ricinus communis*. Donc nous croyons pouvoir conclure que la physiologie de la sécrétion du nectar est à rapprocher de celle de la sécrétion diastasique dans les cellules de l'assise glandulaire du scutellum de la graine de Blé. Les observations faites sur le chondriome et le vacuome de ces cellules, que nons décrirons tout de suite, confirmeront cette affirmation.

Donc le noyau doit présider aux phénomènes de la sécrétion, n'étant qu'une souche d'energie qui rend possibles ces phénomènes. Nous verrons plus tard que les produits de la sécrétion doivent être élaborés dans un autre organite cellulaire.

2. *Chondriome*

Les méthodes que nous avons employées nous ont permis d'observer les modifications qu'ont subies les éléments du chondriome de ces cellules épidermiques, que nous appellerons cellules sécrétoires.

Dans les cellules des nectaires en état retardé de développement, le chondriome est représenté surtout par des chondriocontes et des batonnêts, quelques mitochondries

granuleuses se trouvant aussi parmi les autres éléments. Ces chondriosomes siégent surtout dans les extrémités des cellules; on ne rencontre guère des mitochondries dans le voisinage du noyau. Mais tandis que, dans l'extrémité proximale, les chondriocontes et les batonnêts sont beaucoup plus abondants que les mitochondries granuleuses, dans l'extrémité distale il n'y a guère des chondriocontes et des batonnêts et ce sont les mitochondries granuleuses qu'on peut trouver le plus souvent, bien qu'elles y soient peu abondantes.

L'étude de préparations de nectaires en des états de plus en plus avancés de développement nous a montré que la forme et l'accumulation des éléments du chondriome dans les cellules épidermiques présentent des modifications importantes lorsque les nectaires commencent à sécréter. Alors on peut voir les chondriocontes et les batonnêts disparaître graduellement, bien que pas complètement, de l'extrémité proximale de la cellule, en même temps que le nombre de mitochondries granuleuses augmente dans l'extrémité distale. On peut voir aussi que dans la partie moyenne de la cellule et autour du noyau commencent à apparaître des chondriosomes, surtout des mitochondries granuleuses, parfois des chondriomites.

Ces faits semblent montrer qu'on ne doit pas penser à une disparition de chondriocontes de la partie proximale de la cellule et à une prolifération de mitochondries granuleuses dans la partie distale. Nous devons avoir affaire à une migration de chondriocontes et de batonnêts, de l'extrémité proximale vers l'extrémité distale, puisque nous avons trouvé ces éléments à la partie moyenne de la cellule, qui primitivement en était dépourvue. Alors nous sommes menés à penser qu'il s'agit d'une fragmentation des chondriocontes et des batonnêts pour donner des mitochondries granuleuses, em même temps que ces éléments se disloquent vers le bout distal de la cellule.

En effet nous avons pu voir à la partie moyenne de la cellule des chondriomites, que nous considérons comme des éléments de transition entre les chondriocontes et les mitochondries granuleuses, provenant de la désagrégation

des chondriocontes (1). Dans des nectaires en état actif de sécrétion, les mitochondries granuleuses sont très abondantes dans le bout distal des cellules sécrétoires, tandis que dans le bout proximale et dans la partie moyenne elles n'existent guère. Ces observations viennent en appui de notre théorie sur l'*évolution du chondriome.*

Nous pouvons comparer ces résultats avec ceux que nous avon pu obtenir dans les cellules de l'épiderme sécrétoire du scutellum de la graine de Blé, avant et pendant la germination (2). Dans la monographie que nous avons publiée sur ce sujet, nous avons décrit la situation proximale du chondriome sous forme de chondriocontes avant le début de la germination et l'accumulation de mitochondries granuleuses dans le bout distal de la cellule pendant la germination active, les chondriocontes faisant aussi son apparition comme une transition entre les uns et les autres de ces éléments mitochondriaux.

Dans le point végétatif d'*Anacharis (=Elodea) canadensis* nous avons décrit une série de transformations qu'ont abouti aux chloroplastes (3). Nous avons pu voir qu'initialement il n'y a que des mitochondries granulenses te des batonnêts, les chondriocontes y étant rares. Lorsque les chondriosomes donnent naissance aux chloroplastes, les mitochondries granuleuses souffrent une transformation et donnent des chondriocontes. Nous avons donc présenté la série de transformations suivante:

Mitochondries granuleuses → Chodriocontes → Chloroplastes

et nous avons dit: — *les chloroplastes dériveraient des chondriocontes et des mitochondries granuleuses, celles-ci devant se transformer en chondriocontes avant leur transformation en chloroplastes.* Dans les cellules adultes nous n'avons vu que des chloroplastes déjà constitués et des

---

(1) Gonçalves da Cunha, A., *L'évolution du chondriome,* Bol. Soc. Broteriana, 2.ª sér., XII, 17, 1937.

(2) Id., *Contribuïção para o conhecimento citofisiológico do desenvolvimento e da germinação do grão de Trigo,* Rev. Portug. Bot., I, 9, 1932.

(3) Id., *Remarques sur la cytologie du bourgeon d'Elodea canadensis,* Arch. Portug. Sc. Biol., II, 242, 1929.

chondriocontes. Nos études sur les cellules du thalle d'une Characée (1) et celles de Motte sur les Muscinées (2) ont abouti á des résultats concordants.

Ces observations paraissent être en opposition avec celles que nous avons décrites dans les cellules de l'assise sécrétoire du scutellum de la graine de Blé et dans les cellules de l'épiderme cylindrique des nectaires extra-floraux de *Ricinus communis* L., où nous avons décrit l'évolution contraire:

Chondriocontes → (Chondriomites) → Mitochondries granuleuses →
→ Produits de sécrétion.

Cependant nous devons faire remarquer que chez *Anacharis canadensis* nous n'avons trouvé dans les cellules adultes d'autres éléments mitochondriaux que des chondriocontes. Aussi dans les cellules sécrétoires de la graine de Blé avant la germination il n'y a d'autres éléments mitochondriaux que des chondriocontes. Un fait parait alors établi, que les éléments mitochondriaux des cellules végétales adultes sont les chondriocontes.

Nous avons déjà émis l'opinion que les chondriocontes représentent l'état le plus stable de l'évolution du chondriome, comme l'ont démontré certaines techniques laboratoriales. Alors nous pouvons penser que, si la transformation des chondriosomes donne lieu à d'autres éléments cellulaires, ce sont les chondriocontes qui les originent; au contraire, au moment de la sécrétion, les chondriosomes élaborant ou se transformant en des produits de sécrétion, les chondriocontes doivent se transformer préalablement en une autre sorte de chondriosomes, moins stables, les mitochondries. Cette interprétation s'accorde d'une manière parfaite avec les faits observés.

Nous rappellerons ici une autre observation que nous avon faite dans les cellules de l'albumen de la graine de Blé

---

(1) Gonçalves da Cunha, A., *Quelques observations cytologiques sur les cellules végétatives de* Chara vulgaris, *L. var.* longibracteata *Kütz.*, Bull. Soc. Portug. Sc. Nat., XII, 19, 1936.

(2) Motte, J., *Contribution à la connaissance cytologique des Muscinées*, An. Sc. Nat., Bot., X, 293, 1928.

pendant son développement (1). Nous avons pu observer dans ces cellules l'origine mitochondriale des grains d'amidon (2) et *nous avons pu alors constater la présence de petites figures ayant la forme de massue ou de fuseau, dont les parties filiformes étaient colorées en noir par l'hematoxyline, tandis que les parties gonflées étaient teintées en bleu violacé par la solution iodo-iodurée. Celles--ci étaient des grains d'amidon; celles-lá étaient, à notre avis, des chondriocontes.*

Ce sont les chondriocontes qui se transforment pour donner naissance aux grains d'amidon, éléments de réserve stables du cytoplasme. Voici un autre fait qui vient en appui à notre hypothèse.

On sait aussi généralement, d'après les travaux de Dubreuil (3, 4) sur le chondriome de la cellule du tissu adipeux, que l'élaboration des graisses est précédée le plus souvent par la transformation des chondriocontes en des mitochondries granuleuses. Chez bien d'autres cellules sécrétoires animales on a aussi décrit l'élaboration à partir des mitochondries granuleuses.

En présence de tous ces faits nous pouvons conclure que le chondriome n'est pas constitué par des éléments fixes. Au contraire, il semble qu'il s'agit d'une évolution dont les phases sont reversibles. Elle a été l'object d'une note antérieure (5).

Nous voila arrivé, encore une fois à la question de l'origine des chloroplastes, si vivement discutée par de nombreux chercheurs, parmi lesquels Guilliermond et

---

(1) Gonçalves da Cunha, A., *Recherches cytologiques sur le développement et la germination de la graine de Blé*, Arch. Portug. Sc. Biol., III, 210, 1933.

(2) Idem,, *Sur le dépôt d'amidon dans les cellules de l'albumen pendant le developpement des graines*, C. R. Soc. Biol., CX, 1045, 1932.

(3) Dubreuil, G., *Les mitochondries des cellules adipeuses*, C. R. Soc. Biol., LXX, 48, 1911.

(4) Id., *Transformations directe des mitochondries et des chondriocontes en graisse, dans les cellules adipeuses*, C. R. Soc. Biol., LXX, 274, 1911.

(5) Gonçalves da Cunha, A., *Loc. cit.* (*p. 10*).

Mangenot (1). Ces auteurs admettent l'*existence dans la cellule des Végétaux chlorophylliens de deux lignées d'organites conservant l'une et l'autre leur individualité aux cours du développement, se transmettant par division et présentant tous les caractères des mitochondries; l'une correspond aux plastes spécieux aux Végétaux verts, l'autre est assimilable aux mitochondries que l'on rencontre dans les Champignons et les Animaux. Cette dernière opinion, soutenue par Guilliermond, Emberger, Mangenot et Mottier, est la seule qui soit d'accord avec tous les faits; elle est aujourd'hui absolument demontrée.*

Nos observations et nos conclusions montrent au contraire que cette question n'est pas encore résolue. Nous ne croyons pas à ce dualisme du chondriome, puisqu'il ne s'accorde nullement avec nos observations. Toutes les recherches que nous avons faites sur les cellules de l'épiderme sécrétoire du scutellum et celles de l'albumen de la graine de Blé, sur les cellules de l'epiderme sécrétoire des nectaires de *Ricinus communis*, sur les cellules du bourgeon d'*Anacharis canadensis* et sur les cellules de l'extrémité du thalle d'une Characée, et aussi d'autres observations de plusieurs auteurs sur d'autres cellules animales et végétales, nous portent à l'opinion contraire.

Nous croyons que dans toute cellule végétale doit exister une seule sorte de chondriosomes qui peuvent suivre une évolution dans l'un ou dans l'autre des deux sens cités. Ces chondriosomes se présenteront sous la forme de chondriocontes ou sous celle de mitochondries granuleuses selon ils représentent des organites plus ou moins stables du cytoplasme.

Dans le matériel que nous étudions dans cette monographie, le chondriome passe par les phases de chondrioconte et de mitochondrie granuleuse pour donner naissance à des produits de sécrétion. Les observations antérieures ainsi que nos observations actuelles nous portent à la conviction que le nectar est sécrété par élaboration mito-

(1) Guilliermond, A. et Mangenot, G., *Revue générale des travaux de cytologie parus de 1910 à 1925*, Rev. gén. Bot., XXXVIII-XXXIX, 1926-1927.

chondriale. En effet les modifications du chondriome, soit dans le nombre, soit dans la forme, soit encore dans la position, ne pouvaient être justifiées dans le cas de l'inactivité des éléments mitochondriaux. Donc la sécrétion du nectar doit être due à une élaboration cellulaire et non pas seulement à une sortie mécanique des liquides nectarifères de la cellule. Le chondriome sera le constituant cellulaire chargé de cette élaboration.

3. *Vacuome*

Les éléments du vacuome ont été aussi l'object de nos observations. Nous avons montré qu'avant le début de la sécrétion les éléments du vacuome des cellules de l'épiderme sécrétoire siègent un peu partout, spécialement dans l'extrémité proximale (1). Ces éléments se présentent sous forme de vacuoles arrondies, très nombreuses et petites, de telle sorte que, dans les préparations à imprégnation argentique, on ne peut voir qu'une sorte de pointillé noir sur le fond rougeâtre du cytoplasme coloré par la safranine. Dans des préparations traitées par la méthode de Regaud, les vacuoles se présentent sous forme de petites espaces claires, montrant dans leur intérieur des granulations noircies. Ces granulations sont souvent arrondies et siègent au milieu de la vacuole; d'autres fois elles s'amassent contre le pourtour de la vacuole, présentant alors la forme d'un croissant.

Evidemment nous ne voulons attribuer aucune signification a cette forme ou à cette position des granulations intravacuolaires. Elles sont le résultat de la dissécation de la vacuole, due à la déshydratation par les acoo's, les substances solides qu'y étaient dissolues avant cette déshydratation s'ayant concretées au milieu ou contre le pourtour de la vacuole, où elles présentent une forme respectivement arrondie ou en croissant, et où elles ont été colorées par l'hematoxyline férrique à cause de leur sidérophilie.

Au début de la sécrétion on peut voir les vacuoles augmenter en nombre et en volume et montrer des préci-

(1) Gonçalves da Cunha, A., Loc. cit. (p. 6).

pitations de plus en plus abondantes. C'est surtout dans les deux extrémités de la cellulee qu'on peut voir ces modifications. Au fur et à mesure que la sécrétion progresse, les vacuoles montrent un aspect irrégulièrement allongé, ce qui fait penser à une coalescence de vacuoles qui se touchent en résultat de leur augmentation de volume. Ces aspects allongés du vacuome ne présentent pas la forme d'un réseau ; il n'y a que des vacuoles, non plus arrondies mais irrégulières, certainement à cause de la coalescence des vacuoles primitives. Nous n'avons pas vu un reseau de Golgi, mais seulement des vacuoles allongées présentant des précipitations, allongées elles aussi et assimilables à des dyctiosomes.

Dans des phases plus avancées de la sécrétion, les éléments du vacuome siègent surtout à l'extrémité distale des cellules de l'epiderme sécrétoire. Les vacuoles sont alors larges, pleines de précipitations qui s'amassent soit dans la partie centrale des vacuoles, soit contre leur pourtour, y constituant des masses plus ou moins irrégulières. Cependant ces masses latérales sont alors beaucoup plus abondantes que les précipitations centrales, une relation quelconque existant certainement entre l'état d'hydratation du contenu vacuolaire et la disposition que prennent les précipitations.

Les modifications portées sur les éléments du vacuome au cours de l'établissement de la sécrétion nectarifère nous ont mené à la conviction que le vacuome joue un rôle très important dans ce phénomène. On peut dire qu'une hydratation de plus en plus considérable suffit à expliquer les modifications de forme qu'on observe. Cependant l'accumulation de précipitations dans l'intérieur du vacuome et la dislocation des vacuoles de extrémité proximale de la cellule vers l'extremité distale, montrent que les cellules épidermiques des nectaires sont traversées de dedans en dehors, non seulement par l'eau mais aussi par d'autres substances.

Nous verrons que les sucres doivent être formés et accumulés dans le vacuome, après l'action exercée par une diastase que produisent les éléments du chondriome.

4. *Cellules du tissu de diffusion*

Nous avons décrit ce tissu comme étant constitué par des cellules de petites dimensions, polyédriques, avec des membranes délicates et dépourvues de chloroplastes et d'espaces intercellulaires. Ces caracteres permettent une distinction nette avec les cellules du colenchyme et du parenchyme corticales, ou s'accumulent les chloroplastes et qui présentent des dimensions variables. Chez nos préparations un autre fait a attiré imédiatement notre attention: tandis que les cellules colenchymateuses et les cellules parenchymateuses montrent un vacuome et un chondriome peut développés, les cellules du tissu de diffusion montrent un chondriome constitué par quelques chondriocontes et un vacuome formé par de nombreuses vacuoles, le plus souvent de petites dimensions et montrant dans son intérieur de nombreuses précipitations. Ces précipitations, très abondantes dans les cellules des nectaires avant la sécrétion, deviennent plus abondantes encore pendant la sécrétion active.

Donc il y a, pendant la sécrétion, des phénomènes importantes dans ces cellules. La situation de ce tissu peut seule nous renseigner sur cette question. En effet ce tissu établi la communication entre le faisceaux libéro-ligneux du nectaire et l'épiderme sécrétoire. Les liquides sucrés doivent arriver par les vaisseaux ligneux jusqu'aux cellules du tissu de diffusion et traverser ce tissu jusqu'aux cellules épidermiques, ou ils subiront les transformations ultérieures avant d'être sécrétés.

A notre avis le tissu doit jouer un rôle important dans la distribution des liquides sucrés aux cellules sécrétrices, ce qui justifie le non que nous lui avons donné, celui de tissu de diffusion.

Étant donnée l'extraordinaire importance de ce tissu, nous sommes surpris de ne jamais avoir trouvé des références à son existence dans les nectaires. Gaston Bonnier, lui-même, qui à étudié l'anatomie et la physiologie des nectaires de plusieurs plantes (1) parmi lesquelles le *Ricinus*

(1) Bonnier, G., Loc. cit. (p. 3)

communis, ne cite pas l'existence d'un tissu de diffusion enveloppant les vaisseaux et les séparant du parenchyme d'origine corticale pétiolaire. Cet auteur présente le dessin d'une coupe longitudinale d'un nectaire de *Ricinus communis*, où il représente les vaisseaux prennant leur origine aux vaisseaux pétiolaires, son parenchyme pétiolaire et son épiderme sécrétoire avec l'épiderme protecteur et montrant une épaisse cuticule un peu déchirée et détachée de l'extrémité distale des cellules; mais dans ce dessin le colenchyme qui se continue avec le colenchyme pétiolaire et le tissu de diffusion font absolument défaut et Bonnier n'en fait aucune reférence dans le texte.

Nous ne savons pas à present si ce tissu se trouve aussi dans d'autres nectaires, puisque jamais nous n'avons trouvé des citations dans d'autres auteurs. Nous étudierons par la suite les nectaires d'autres plantes pour nous rendre compte de la distribution de ce tissu dans les nectaires.

IV

RECHERCHES CYTOPHYSIOLOGIQUES ET DISCUSSION

Pendant nos recherches anatomiques e cytologiques nous avons employé du matériel en des états successifs de développement. D'abord nous avons étudié des coupes de la base du pétiole lorsqu'il ne montrait que de petites élévations, c'est à dire, quand les nectaires étaient au commencement de leur développement. Nous avons suivi la formation et le développement des nectaires sur des coupes, dès la phase initiale jurqu'à l'état adulte. Les nectaires, étaient alors constitués, mais ils ne produisaient pas encore du nectar. Les coupes du matériel fixé nous montraient: — un nucléome constitué par des noyaux siégeant au tiers proximal de la cellule; un chondriome formé par deschondriocontes et des batonnêts et siégeant surtout au tiers proximal de la cellule, s'accumulant autour du noyau; un vacuome constitué par des vacuoles arrondies s'accumulant surtout à l'extrémité proximale de la cellule, bien qu'il y ait de petites et peu nombreuses vacuoles dans

l'extremité distale. Á ce moment il n'y avait pas de sucres réducteurs dans les cellules des nectaires. Nous nous en avons pu rendre compte au moyen de la réaction de Fehling; aucun autre sucre n'était aussi présent parce que la réaction de Molisch a été négative. Ces résultats obtenus, nous avons éssayé la réaction du naphtol-α en présence de l'acide sulphurique. Tous les auteurs qui ont étudié les nectaires ont montré la présence de glucose et de saccharose dans le nectar. Ces réactions ont montré que ces composés ne se trouvent ni dans le tissu de diffusion ni dans l'épiderme sécrétoire avant l'établissement de la sécrétion.

Plus tard, au début de la sécrétion, nous avons fait de nouvelles observations. Nous avons constaté que la cuticule couvrant le nectaire devient plus déchirable, de petits lambeaux de la cuticule se détachant à la surface de la glande sous l'action d'une petite pression. A ce moment les recherches cytologiques nous ont révélé que: — le noyau s'est disloqué vers la partie moyenne de la cellule; le chondriome s'est accumulé dans le tiers distal sous forme de mitochondries granuleuses, les chondriocontes et les batonnêts ayant presque complètement disparu de la partie proximale, en même temps que des formes de transition, des batonnêts et des chondriomites, pouvaient être vues dans la partie moyenne de la cellule; le vacuome s'est agrandi et accumulé dans la partie distale de la cellule, des formes allongées et irrégulières, assimilables au réseau de Golgi, apparaissant souvent parmi les vacuoles arrondies.

Nous avons pu voir que la liqueur de Fehling était réduite par les cellules épidermiques du nectaire, ce qui nous porte à la conviction que la glande a commencé à élaborer des sucres réducteurs et que ces sucres sont formés dans les cellules de l'épiderme. En éssayant aussi la réaction du naphtol α en présence de l'acide sulphurique, l'observation microscopique nous a révélé l'apparition de nombreuses granulations violettes. Quelques-unes de ces granulations étaient irrégulières et se détachaient dans le cytoplasme; les autres étaient nettement dans les vacuoles. Cette observation nous a porté à la conviction que les prémières granulations étaient possiblement dues à des protides qui don-

naient la reaction de Molisch et que les autres granulations étaient dues à des sucres qui occupaient les vacuoles.

Il ne nous reste que caractériser le sucre qui donne la réaction de Molisch si intensement; c'est ce que nous avons fait à l'aide de la réaction de Seliwanoff. Le traitement des préparations par la liqueur de Seliwanoff nous a montré l'apparition de la couleur rouge dans les vacuoles. Ces résultats nous portent à la conviction qu'il y a du lévulose ou du saccharose dans les vacuoles, ou même ces deux sucres outre la glucose. Nous verrons plus tard que nous n'avons pas pu déceler la présence du lévulose dans le nectar. Donc nous pouvons conclure que dans les cellules épidermiques il y a du glucose et du saccharose, et peut-être du lévulose, qui les techiques microchimiques ne permettent pas de distinguer en mélange avec le glucose et le saccharose.

Nous devons faire remarquer que les cellules du tissus de diffusion ne nous ont donné aucune de ces trois réactions: — Fehling, naphtol α ou Seliwanoff. Nous avons donc éssayé d'autres réactions microchimiques pour déceler dans les cellules du tissu de diffusion quelques substances qui puissent donner naissance à ces sucres. Quand les cellules de l'épiderme sécrétoire ont montré le présence de saccharose et de glucose, nous avons traité les préparations par une solution iodo-iodurée et par l'eau iodée et nous avons vu dans les deux cas une couleur rougeâtre violacée apparaitre dans les vacuoles du tissu de diffusion. Cette constatation nous porte à la conviction qu'il y a de la dextrine dans ces cellules: Nous avons confirmé cette suposition en traitant des coupes par l'acide sulphurique et en suit par la liqueur de Fehling; cette liqueur a été réduite par la glucose formé dans l'hydrolise de la dextrine.

En présence de ces résultats nous croyons pouvoir conclure que l'amidon, émmagaziné dans les cellules de la plante a subi une hydrolise et s'est solubilisé sous forme de dextrine. Cette dextrine serait transportée par les vaisseaux jusqu'aux cellules du tissu de diffusion, qu'elle traverse pour gagner les cellules épidermiques. Lá, l'hydrolise est complétée jusqu'à la formation de sucres réducteurs.

Dans les nectaires se trouvent le glucose et le sacha-

rose. Lequel de ces sucres se forme le premier? On sait depuis longtemps, d'après nombreux chercheurs, que dans les nectaires an commencement de la sécrétion, la proportion de glucose est supérieure à celle de saccharose. Bonnier (1), qui a étudié la composition du nectar chez beaucoup de plantes, présente la proportion de saccharose rélativement aux glucoses dans les stipules de *Prunus avium*, montrant qu'il a obtenu des résultats analogues chez les tissus nectarifères de *Salvia pratensis, Vicia sativa, Brassica oleracea, Lonicera Periclymenum, Hyacinthus orientalis, Thalictrum, Tulipa, Polygonatum multiflorum* et *Primula grandiflora.* Chez *Prunus avium*, Bonnier montre que la proportion de saccharose augmente dès les nectaires des feuilles de 2 cm. de long jusqu'à ceux des feuilles de 8 cm. de long., qui correspondent aux nectaires en pleine élaboration, avec goutelette externe. Dans des feuilles entièremente développées la proportion de saccharose s'abaisse de nouveau, relativement aux glucoses. Et Bonnier conclut: *Ainsi le saccharose s'accumule à mesure que le tissu à sucres achève son développement; il se détruit à mesure que le fruit* s'accroît ou que la feuille termine sa croissance. Daumann (2) arrive aux mêmes conclusions sur les sucres existant dans le nectar, en travaillant sur *Arum maculatum.*

Nous avons vu que la liqueur de Fehling décèle la présence de sucres réducteurs dans les cellules de l'épiderme sécrétoire au moment où les téchniques cytologiques mettent en évidence des modifications importantes dans les organites cellulaires. Ces modifications, nous l'avons vu antérieurement, montrent une élaboration de la part du chondriome, puisque les chondriocontes, qui constituent une forme adulte et permanente du chondriome, se transforment en des mitochondries granuleuses, que nous considérons comme étant des éléments essentiellement actifs (3).

Ces faits nous portent à la conviction qu'il y a dans

(1) Bonnier, J., Loc. cit. (p. 3).

(2) Daumann, E., *Nektarabscheidung in der Blütenregion einiger Araceen. Eugleich ein Hinweiss suf die Bargersche Methode*, Planta, XII, 38, 1931.

(3) Gonçalves da Cunha, A., Loc. (cit. p. 11).

les cellules sécrétoires du nectaire la prodution d'une diastase qui agit sur les dextrines en les transformant en des sucres réducteurs. Cette diastase doit avoir une origine mitochondriale. Alors nous pouvons penser que les dextrines sont hydrolisées dans ces cellules, en se transformant en maltose et que ce maltose est ensuite transformé en glucose. Nous verrons à la suite que la recherche des diastases nous permet de penser qu'il en soit comme nous l'avons pensé.

L'origine du glucose que nous avons trouvé dans le nectar peut, à notre avis, être établie comme il suit: Les dextrines hydrolisées donneraient du maltose qui se transformait en glucose.

Bonnier, au contraire, affirme *qu'à mesure que le saccharose se détruit, la proportion relative de glucoses augmente et qu'il existe au voisinage des tissus à sucres un ferment inversif capable de transformer le sacharose en glucoses.* Donc, pour Bonnier, le premier sucre formé doit être le saccharose, qui se *détruit* par l'action d'un *ferment inversif* pour former les glucoses. Nos observations ne peuvent pas s'accorder avec cette opinion *qui fait deriver les glucoses du saccharose.*

Donc nous avons recherché les diastases existant dans les cellules épidermiques du nectaire, en partant d'une pâte de tissus de l'éxtrémité antérieure des nectaires. Après avoir fait l'elimination des sucres éxistant dans la solution des diastases nous avons partagé cette solution en trois parties, que nous appelerons *a), b)* et *c).*

Nous avons additioné un peu de solution de saccharose au liquide de la partie *a),* un peu de solution de dextrine au liquide de la partie *b)* et un peu de solution de maltose au liquide de la partie *c).* Les trois flacons ont été mis dans une étuve à 38° C. Quelque temps après nous avons recherché l'osazone dans les trois liquides.

Dans le flacon *a)* nous n'avons pas pu obtenir la formation de glucosazone, c'est à dire, la saccharose ne s'est pas transformé en glucose et levulose; nous pouvons conclure de cette constation qu'il n'y a dans les tissus aucun ferment inversif. Dans les deux autres flacons, de beaux

cristaux de glucosazone se sont formés, ce qui nous porte à la conviction que la dextrine et le maltose se sont transformés en glucose.

D'autre part nous avons recherché dans le nectar la présence du glucose et du lévulose. En admettant l'opinion de Bonnier, on devrait déceler dans le nectar la présence du lévulose du à l'action du ferment inversif sur le saccharose. En traitant une solution de nectar par la methylphénylhydrazine nous n'avons pas pu obtenir la formation d'osazone. Si on emploie la phénylhydrazine au lieu de la methylphénylhydrazine, on obtient de beaux cristaux de glucosazone. Le saccharose, ne formant pas d'osazone, comm'on le sait, ni avec l'une ni avec l'autre des deux substances, nous avons conclu de nos recherches que dans le nectar il y a du glucose et pas du lévulose. Donc la transformation du saccharose par l'action d'un ferment inversif, ne nous paraît pas possible, au contraire de ce que pense Bonnier; nous n'avons trouvé ni le ferment inversif, ni le lévulose, un des produits de transformation du saccharose.

Cette hypothèse explique, à notre avis, l'apparition du glucose dans le nectar, mais il nous reste à expliquer la présence du saccharose. Tous les auteurs qui ont étudié le nectar ont pu y déceler la présence de ce sucre. Nous avons pu confirmer ces recherches, en provoquant l'hydrolise avec de l'acide sulphurique et en essayant la réaction de Séliwanoff, et en suivant ces deux expériences de la recherche du lévulose par la réaction de la methylphénylhydrazine.

Nous avons dit que nous n'avons pu déceler la présence d'aucun sucre dans les cellules du tissu de diffusion et nous en avons conclu que les sucres présentes dans le nectar devraient être formés dans les cellules de l'épiderme sécrétoire. La formation de saccharose éxige la formation préalable de lévulose. Comment peut-il se former, ce lévulose? Nous n'en savons rien. Le fait que le lévulose n'a pas été révélé dans les tissus n'est pas un argument suffisant contre l'hypothèse de sa formation, d'une parte, parce qu'il est masqué par le glucose et le saccharose, d'autre parte parce qu'il peut se condenser avec le glucose au fur et à mesure qu'il est formé.

CONCLUSION

1) Les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* se développent comme des rameaux adaptés à une fonction sécrétrice.

2) L'épiderme de la partie antérieure des nectaires est constitué par des cellules cylindriques implantées perpendiculièrement à la surface de l'organe et montrant une constitution tout à fait assimilable à celle de l'épiderme sécrétoire du scutellum de la graine de Blé; nous le considérons aussi comme un épiderme sécrétoire.

3) Entre les vaisseaux des nectaires et l'épiderme sécrétoire il y a un *tissu de diffusion*, constitué par des cellules polyédriques, de petites dimensions, avec des membranes cellulosique délicates et sans espaces intercellulaires, ce tissu distribuant aux cellules épidermiques sécrétrices les substances transportées par les faisceaux libéro-ligneux.

4) Au moment de l'établissement de la sécrétion, les cellules sécrétrices montrent des modifications importantes dans les organites cellulaires ces modifications nous permettant d'attribuer au chondriome un rôle élaborateur.

5) Dans le nectar nous avons pu déceler la présence de glucose et de saccharose. qui se forment dans les cellules épidermiques sécrétrices; les substances qui leur donneront naissance y doivent arriver sous forme de dextrines.

6) La formation des sucres doit être due à l'action de ferments dont la présence dans les tissus a été mise en évidence par nos recherches. Cependant nous n'avons pas pu confirmer la présence d'un ferment inversif dont parle Bonnier.

7) Au commencement de l'excrétion, l'épiderme est intacte, une petite goutellette y pouvant pourtant être vue. La sortie de cette goutellette est possible à travers les fins canalicules de la cuticule, dont l'existence nous a été révélée par le violet d'Hoffmann. Cependant, lorsque l'excrétion du nectar est plus abondante, nous avons vu se déchirer la cuticule des cellules épidermiques.

Lisbonne, Août, 1937.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Fig. 1 — Coupe longitudinale d'un nectaire traité par la méthode de Regaud. En haut l'épiderme sécrétoire montrant la cuticule dichirée à droite et à gauche. Le tissu de diffusion est plein de précipitations vacuolaires. × 59.

Fig. 2 — Dêssin squématique d'une préparation traitée par la méthode des coupes dans le microtome à main. On peut voir le colenchyme et le parenchyme pétiolaires se continuant avec ceux du nectaire. Entre le faisceaux libéro-ligneux et l'épiderme sécrétoire on peut voir le tissu de diffusion.

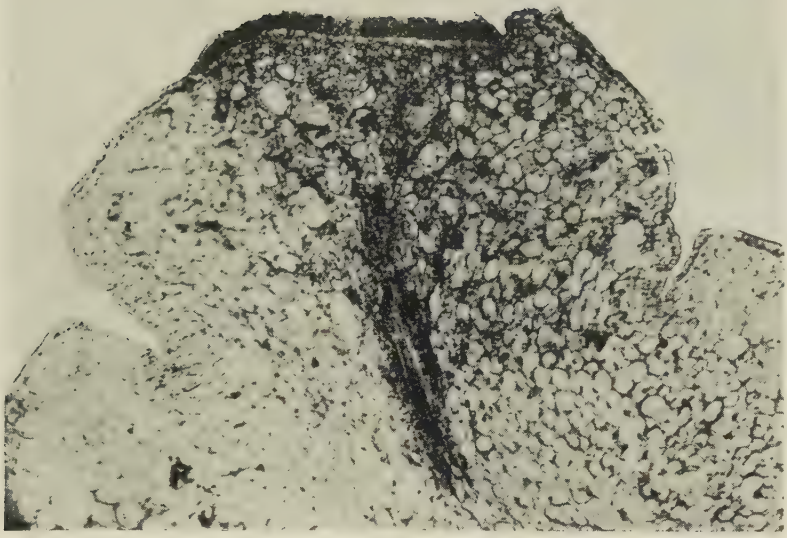
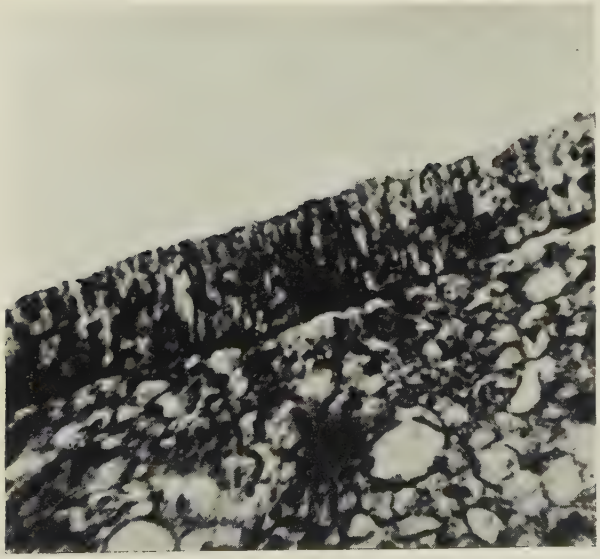


PLANCHE II

Fig. 1 — Épiderme sécrétoire avant l'établissement de la sécrétion. Remarquer la position proximale des noyaux et des précipitations vacuolaires. × 385.

Fig. 2 — Le même épiderme pendant la sécrétion. Remarquer la dislocation des organites protoplasmiques vers l'extrémité distale. Les cellules du tissu de diffusion montrent des noyaux volumineux et des précipitations vacuolaires abondantes. × 320.



CLIMATS, CLIMAX ET ETAGES DE VEGETATION

par

H. GAUSSEN

(Professeur à la Faculté de Sciences de Toulouse)

LES CLIMATS

LES conditions climatiques varient le long de la pente d'une montagne. Une cause continue de cette variation est la raréfaction progressive de l'air entrainant le refroidissement. Mais le phénomène réel n'a pas la continuité qu'on pourrait supposer. La vapeur d'eau susceptible de se condenser sous l'influence du refroidissement n'est pas répartie d'une façon uniforme aux diverses altitudes. Les couches d'air qui viennent rencontrer la montagne n'ont pas non plus une température régulièrement décroissante de bas en haut.

Ces irrégularités d'humidité et de température ne sont d'ailleurs pas constantes et varient suivant les jours sous l'influence des grands courants atmosphériques.

Cependant, certaines superpositions de caractères climatiques sont fréquentes et représentent un étagement habituel. Ainsi dans les montagnes du S. W. de l'Europe, la base possède en général un climat tempéré. Quand on s'élève jusque vers 1800 ou 2000 m. l'humidité atmosphérique, les précipitations, la nébulosité augmentent beaucoup, au moins sous le climat atlantique. Sous les climats méditerranéens, ces transformations sont atténuées mais sont réelles et parfaitement sensibles.

Au dessus de 1800 à 2000 m. d'altitude règne en général une couche d'atmosphère plus sèche, au moins en été, et beaucoup moins nébuleuse. La montagne émerge souvent de la ceinture de nuages qui correspond à la ceinture humide située sur les pentes plus basses. Mais l'air est déjà nettement moins dense et le rayonnement nocturne intense

abaisse beaucoup la moyenne de température. La moins grande fréquence d'un matelas de nuages accentue encore ce caractère et une limite souvent très nette sépare les conditions de la partie nébuleuse que nous pouvons dès à présent appeler *montagnarde*, de la partie plus lumineuse et nettement plus froide que nous appellerons *subalpine* (1). Il ne faut pas croire que la luminosité fréquente dont bénéficient les pentes subalpines comporte nécessairement une diminution des précipitations atmosphériques. On l'a cru longtemps et cela paraît exact sur les flancs de montagnes isolées comme le Pic de Midi de Bigorre aux Pyrénées. L'emploi de pluviomètres totalisateurs, sans donner de résultats numériques très précis, a permis de montrer qu'en général le climat subalpin reçoit plus de précipitations que le climat montagnard. Mais les données estivales montrent des précipitations analogues; c'est donc surtout en hiver qu'existe la différence. Il est d'observation facile que les chutes de neige sont plus abondantes dans les parties subalpines. D'autre part, notons que le rayonnement nocturne plus intense gelant profondément la neige retarde sa fusion diurne. Pendant le jour toute partie à l'ombre est très froide car l'air est très froid. Donc à chute de neige égale celle-ci reste plus longtemps sur le sol sous le climat subalpin que sous le climat montagnard. Ce point a une grande importance pour la végétation.

Le climat de haute montagne dévient de plus en plus sévère et froid quand on s'élève. Dans une montagne théorique de forme conique, à une certaine altitude, variant avec l'exposition, la neige tombée l'hiver n'a pas le temps de fondre l'été. La courbe ainsi tracée sur la montagne à la fin de l'été s'appelle limite des neiges éternelles.

Il y a, en général, transformation continue du climat entre la limite montagnarde et la limite des neiges éternelles. La durée de l'enneigement augmente progressivement. Elle peut, par exemple, dans nos pays du S. W. européen assez méridionaux passer de 3 ou 4 mois vers 1800 m. à

(1) J'insiste sur le fait que tous les auteurs ne donnent pas le même sens au mot subalpin.

l'année entière vers 3200 m. Les précipitations semblent augmenter avec l'altitude jusqu'à un maximum dont l'altitude s'élève quand on passe de la périphérie au centre des massifs. Ce maximum est souvent placé dans le climat à neiges persistantes ou nival, il n'introduit donc pas de limite climatique nette.

Si au lieu d'étudier le climat isolément, nous faisons intervenir ses réactions sur le monde végétal, la nécessité d'une division entre la limite supérieure montagnarde et la limite inférieure nivale, apparaît nettement, au moins dans les montagnes holarctiques de nos pays. Un hiver rigoureux de 4 ou 5 mois avec neige sur le sol pendant 3 ou 4 mois ne gêne pas beaucoup un très grand nombre de plantes de la flore holarctique. La plupart des formes biologiques de la végétation holarctique: arbres, arbustes, herbes vivaces ou annuelles existent et prospèrent même avec luxuriance au dessus de la limite supérieure montagnarde. Mais que l'hiver dure 7 à 8 mois, beaucoup de plantes n'auront pas le temps de parcourrir de façon satisfaisante leur cycle évolutif annuel. Les arbres et la plupart des plantes annuelles ne paraissent pas pouvoir vivre dans ces conditions. La limite supérieure possible varie avec les espèces mais, étant donnée la flore d'une contrée, la limite naturelle des arbres, par exemple, se place à une altitude déterminée sur une montagne théorique soustraite à l'action de l'homme. On peut donc, si on songe à sa repercussion sur la végétation, faire deux parts dans le climat compris entre la limite supérieure montagnarde et la limite nivale. La partie inférieure qui cesse vers 2300 ou 2400 m. en général, dans nos montagnes, permet la croissance des arbres de notre flore; la partie supérieure ne la permet pas. Avec beaucoup d'auteurs j'appelle *subalpine* la première et *alpine* la seconde.

Cette conception amène à distinguer l'étagement des climats suivant: tempéré, montagnard, subalpin, alpin, nival, avec, à titre d'exemple, les altitudes supérieures suivantes: t: 800 m, m: 1700 m, s: 2300 m, a: 3000 m. Ces altitudes variant naturellement suivant les points considérés.

On peut se demander si cette succession est valable

dans les diverses parties du monde. Ce serait une erreur de le croire et le peu que l'on sait du climat des montagnes montre que pour appliquer semblable nomenclature il faudrait changer le sens des mots dans chaque cas particulier. Ainsi aux montagnes africaines le climat nébuleux frais mais sans écarts de température arrive jusqu'à la limite des neiges. Ce climat permet à des arbres de venir au contact des neiges éternelles. On aurait tort de parler de climat alpin. Chez nous, climat alpin signifie climat ensoleillé, froid, à contrastes énormes pour l'humidité atmosphérique, pour la température entre le jour et la nuit et entre les diverses heures de la journée. Ce climat n'a aucun rapport avec celui qu'on trouve sous les neiges du Ruwenzori par exemple.

Aux montagnes méditerranéennes, plus voisines du climat atlantique, il y a pourtant déjà des différences à noter. Il est souvent bien difficile de distinguer un climat subalpin d'un climat alpin. La flore ne comporte souvent pas d'arbres subalpins et les arbres s'arrêtent à la limite du climat montagnard. Parfois même, comme au Portugal (Serra da Estrêla), la pénurie d'arbres arrête la limite au niveau de celle du climat tempéré. Pourtant si on introduit des arbres d'autres contrées on verra qu'il existe bien un climat montagnard, un climat subalpin et un climat alpin. L'étude de la flore arbustive ou herbacée peut être d'un certain secours. Il n'en reste pas moins que la limite: subalpin-alpin est très indécise et j'ai déjà (1934) proposé d'appeler *altimontain* tout ce qui est au dessus de l'étage montagnard.

Ces considérations montrent que la succession de climats et des termes qui les désignent est valable seulement pour une contrée limitée, celle où on a appliqué d'abord cette nomenclature. La question est déjà complexe au S. W. de l'Europe, restons dans cette contrée.

LES CLIMAX

Nous venons de voir les caractères climatiques des divers étages qui se superposent le long d'une montagne régulière et un peu théorique.

Les cortèges floristiques qui peuplent nos montagnes ne sont pas absolument comparables aux divers niveaux. Ainsi aux hautes altitudes l'abondance des plantes boréoarctiques donne à l'ensemble floristique une valeur très différente de celle qu'on trouverait plus bas.

Etant donnés le cortège floral et le climat relatifs à chaque étage on admet, un peu théoriquement, que la végétation spontanée non troublée par l'homme prendrait un type stable sinon définitivement, du moins pour une longue durée. Ce type stable est appelé climax. Les pelouses rocailleuses de l'étage alpin correspondent assez bien à un climax alpin. Aux autres étages, le climax serait en général une forêt dans nos pays.

On peut donc comparer aux étages climatiques, l'étagement «climacique» qui résulte des réactions réciproques du climat et de la flore.

La nomenclature de ces étages va être étudiée dans ce qui suit.

ÉTAGES DE VÉGÉTATION

Une tradition très légitime fait désigner dans nos montagnes les étages par le nom des arbres caractéristiques du climax, quand ce climax est forestier. Nous avons vu qu'une classification parallèle comporte les termes: tempéré, montagnard, subalpin, alpin et nival.

Ce second vocabulaire qui a l'avantage d'être plus général a le grand inconvénient d'avoir un sens variable suivant les auteurs: pour un pyrénéen, forêt subalpine est synonyme de forêt de Pin à crochets, pour beaucoup de botanistes des Alpes forêt subalpine est synonyme de forêt de Conifères et comprend: Sapin, Epicéa, Mélèze. Certains définissent l'étage alpin comme dépourvu d'arbres, d'autres parlent d'un étage alpin inférieur à Pin Mugho ou Pin Cembrot et un étage alpin supérieur sans arbres.

Il serait bien nécessaire de mettre un peu d'ordre dans ces questions. Je crois pouvoir montrer que l'Epicéa est le grand coupable dans cette confusion. Pour y voir clair,

étudions une chaine simple dépourvue d'Epicéa: la chaine des Pyrénées. Si on avait commencé par elle tout eût été facilité.

On y trouve quatre divisions essentielles au dessous des neiges persistantes.

Climats:	1)	tempéré	2)	humide, nébuleux, frais	3)	souvent sec (1), lumineux, froid	4) très froid
Climax:	1)	Chênes	2)	Hêtre-Sapin	3)	Pin à crochets	4) pelouses sans arbres possibles
Étages:	1)	Tempéré ou des collines	2)	Montagnard	3)	Subalpin	4) Alpin

Au versant méridional des Pyrénées on trouve fréquemment:

Climats:	1)	tempéré, sec	2)	plus humide mais lumineux	3)	assez sec, lumineux froid	4) très froid
Climax:	1)	Chênes	2)	Pin sylvestre	3)	Pin à crochets	4) pelouses sans arbres
Étages:	1)	Tempéré ou des collines	2)	Montagnard	3)	Subalpin	4) Alpin

L'étage montagnard à Hêtre-Sapin au versant septentrional, prend une tonalité plus sèche avec le Pin sylvestre. Dans les climats intermédiaires (vallée d'Ordesa par exemple) on trouve le mélange des trois essences.

Le Sapin est biologiquement comparable au Hêtre pour une division d'ensemble. On le voit bien car suivant les points, la forêt montagnarde se termine vers le haut par des Hêtres ou par des Sapins ou par le mélange.

Le Sapin est un arbre de climat humide et le climat sec et lumineux qui succède en altitude ne lui convient pas. Sapin et Pin à crochets ne correspondent pas à des conditions biologiques analogues. Si parfois les Pyrénées connaissent le mélange à l'horizon intermédiaire c'est que l'homme a détruit le Sapin et favorisé le Pin à crochets. C'est ce qui se passe en certains points de Cerdagne.

(1) Il s'agit surtout de secheresse atmosphérique.

Un autre point digne de remarque est relatif à l'étage alpin. Comme on l'a vu plus haut, quand les pelouses sont sans arbres cela ne veut pas dire que les arbres sont impossibles. Le plus remarquable exemple est fourni par la Serra da Estrêla au Portugal. On y trouve les divisions suivantes:

Climats:	1)	tempéré, doux	2)	humide, nébuleux, doux	3)	lumineux, frais (± théorique)
Climax:	1)	Chêne tauzin	2)	pelouses sans arbres	3)	pelouses sans arbres
Étages:	1)	Tempéré	2)	Montagnard	3)	Subalpin

Remarquons que 2, 3 n'ont pas d'arbres, mais si on les plante: Hêtre-Sapin prospèrent dans 2 et Pin à crochet dans 3 (Cet étage 3 est presque théorique car 2 atteint presque les sommets). Mais les arbres sont possibles presque partout.

En résumé, il existe en haute montagne une partie où les arbres de notre flore sont possibles, une partie où ils sont impossibles. Il me paraît logique de donner deux noms différents: subalpin et alpin. Avec les arbres cesse tout un cortège de plantes plus modestes et cela montre la valeur de cette limite (1).

Appliquons cette nomenclature aux Alpes sans parler encore de l'Epicéa. On trouve dans des massifs assez humides les successions suivantes:

Climats:	1)	tempéré	2)	humide, nébuleux frais	3)	souvent sec, lumineux, froid	4)	très froid
Climax:	1)	Chênes	2)	Hêtre, Sapin	3)	Mélèze, Pin Cembrot	4)	pelouses sans arbres possibles
Étages:	1)	Tempéré ou des collines	2)	Montagnard	3)	Subalpin	4)	Alpin

(1) Le cortège floristique permet de séparer les pelouses réellement alpines de celles qu'on trouve au sommet des montagnes périphériques, appelées pseudo-alpines. Elles correspondent à une difficulté locale de développement des arbres mais elles appartiennent à l'étage montagnard ou subalpin. De même un couloir d'avalanches est dépourvu d'arbres mais ses diverses parties peuvent passer de l'étage montagnard au subalpin et à l'alpin.

Dans des massifs secs, les successions seront:

Climats:	1)	tempéré	2)	plus humide mais lumineux	3)	sec, lumineux froid	4) très froid
Climax:	1)	Chênes	2)	Pin sylvestre	3)	Mélèze, Pin à crochets	4) pelouses sans arbres possibles
Étages:	1)	Tempéré ou des collines	2)	Montagnard	3)	Subalpin	4) Alpin

Tout se passe comme aux Pyrénées et il me parait essentiel de séparer l'étage du Sapin de celui du Mélèze, ils correspondent à des conditions biologiques différentes.

Si l'Epicéa n'avait pas existé le schéma indiqué se serait imposé. Mais l'Epicéa est l'arbre de biologie souple par excellence et c'est la raison de sa faveur pour les reboisements.

Il est possible que les biologies extrêmes de l'Epicéa correspondent à des races différentes de cet arbre. Les forestiers en sont persuadés, il y aura là une étude intéressante à mener à bien.

Si on le considère globalement, comme l'ont fait les auteurs, ou peut dire qu'il accepte un peu tous les climats et qu'il prospère à l'état naturel souvent dans la partie supérieure de 2 et la partie inférieure de 3.

Son mélange fréquent avec le Sapin a fait croire à des exigences analogues et comme le Sapin commence souvent au dessus du Hêtre beaucoup d'auteurs ont noté le contraste entre la forêt de feuillus (Hêtre) qu'ils appellent montagnarde et celle de Conifères (Sapin, Epicéa, Mélèze) qu'ils appellent subalpine. Certains, voyant la différence entre Mélèze et Sapin appellent alpin inférieur l'étage du premier et subalpin l'étage du second.

Comprendre une erreur manifeste n'est pas l'excuser. Le Sapin doit être joint au Hêtre. Ces deux arbres colonisent la ceinture nébuleuse qui tapisse les montagnes entre 800 et 1700 m. en moyenne: c'est incontestablement l'étage montagnard.

Au dessus, la limite de la possibilité de vie pour les arbres de notre flore fait une coupure importante et beaucoup des grandes plantes des alpages ne la dépassent pas en altitude. On peut ainsi situer un étage subalpin au dessous de la limite, un étage alpin au dessus.

Le schéma pour les Alpes devient alors dans sa généralité.

Climat:	1) tempéré	2)	humide, plus nébuleux, frais	3)	souvent sec, lumineux froid	4)	très froid
Étages Climax:	1) Chênes	2)	Hêtre, Sapin, Pin sylvestre, Epicéa	3)	Epicéa, Mélèze, Pin Cembrot, Pin à crochets	4)	pelouses sans arbres possibles
Étages:	1) Tempéré ou des collines	2)	Montagnard	3)	Subalpin	4)	Alpin

Les limites des étages sont en rapport avec la flore de nos pays. Il peut exister, dans d'autres parties du monde, des arbres plus résistants aux conditions de haute altitude que ceux de notre flore, si ces arbres étaient dans nos pays la limite subalpin-alpin serait modifiée. Quand il est dit: pelouses sans arbres possibles, il faut sous entendre: étant donnée la flore actuelle de nos montagnes.

LA NOMENCLATURE DANS LES DIFFÉRENTES CONTRÉES

Il faut être prudent avant d'utiliser un vocabulaire analogue pour des contrées appartenant à des divisions florales différentes. On vient de voir qu'une grave confusion de termes règne déjà chez les botanistes européens. Il faudrait commencer par nous mettre d'accord entre nous avant de songer à étendre le sens des termes employés à des domaines ou des régions florales différentes. Il vaudra toujours mieux forger des termes nouveaux pour des complexes bio-climatiques qui sont nettement différents.

On a un exemple très net de ces difficultés si on étudie une montagne méditerranéenne élevée comme l'est l'Atlas marocain. MAIRE et EMBERGER (1927) y ont parlé d'un étagé subalpin caractérisé par les Cèdres. On serait bien embarrassé de faire pousser des Cèdres dans le climat subalpin des Alpes ou des Pyrénées et même dans l'étage montagnard à Sapin appelé subalpin par quelques auteurs. Le Cèdre, comme l'a montré SALVADOR (1926), peut être considéré comme correspondant au Châtaignier ou au Pin sylvestre. C'est en somme un représentant de cet étage montagnard à tonalité sèche qui a été distingué plus haut dans les montagnes méditerranéennes. Cet étage montagnard est déjà très différent de l'étage montagnard du Hêtre-Sapin, je l'ai appelé oroméditerranéen.

Il ressort de tout ceci qu'il serait peut-être utile de désigner les étages par les arbres de leur climax quand il y a ou quand il pourrait y avoir des arbres. Quand on dit: étage du Hêtre-Sapin, étage du Cèdre, chacun voit de quoi il s'agit. Si un auteur veut conserver les termes montagnard, subalpin, etc., qui sont commodes, qu'il n'omette jamais d'en définir le sens pour la contrée qu'il étudie. Ou bien ces termes ont une valeur relative et il faut les définir dans chaque région et renoncer aux comparaisons, ou bien ils ont une valeur absolue et il faut les réserver à nos contrées de l'Europe holarctique occidentale pour laquelle ils ont été créés. Je suis tenté d'adopter cette deuxième méthode et propose les définitions suivantes:

Région holarctique au S. W. de l'Europe.

Type frais

1) Chênes	2) Hêtre, Sapin Epicéa (p. p.)	3) Epicéa (p. p.) Mélèze, Pin à crochets Cembrot	4) Pelouses sans arbres
1) Des collines	2) Montagnard frais	3) Subalpin	4) Alpin

Type peu humide

1) Chênes	2) Pin sylvestre	3) Epicéa, Mélèze Pin à crochets Cembrot	4) Pelouses sans arbres
1) Des collines	2) Montagnard peu humide	3) Subalpin	4) Alpin

Le type peu humide sera une transition vers les conditions méditerranéennes. Aux Pyrénées espagnoles, aux Alpes de Provence on peut déjà hésiter à accorder dans l'étage montagnard la prédominance au cortège holarctique ou au cortège méditerranéen de montagne ou oroméditerranéen.

Si on se dirige vers des contrées plus méridionales comme en péninsule ibérique, il existe encore des holarctiques mais en minorité. Elles peuvent pourtant servir à établir un lien avec la classification relative à la région holarctique. On peut adopter alors la série:

Région méditerranéenne à mélanges holarctiques.

1) Chêne vert	2) Chêne pubescent, Tauzin, de Lusitanie, Pin sylvestre	3) Pelouses sans arbres a) arbres possibles b) arbres impossibles
1) Mésoméditerranéen	2) Oroméditerranéen	3) Altimontain a) inférieur b) supérieur

Si on va encore plus au Sud vers l'Afrique du Nord, où EMBERGER a adopté une nomenclature indépendante de l'altitude, on peut forger des noms nouveaux pour éviter toute confusion.

1) Jujubier Alfa	2) Pin d'Alep, Thuya Chamaerops Pin Pignon	3) Chêne vert, Chêne liège, Pin mésogéen
1) Xeroméditerranéen	2) Thermoméditerranéen	3) Mesoméditerranéen

4) Chêne vert, Chêne de Lusitanie Châtaignier, Cèdre, Sapins méditerranéens	5) Genèvriers	6) Pas d'arbres
4) Oroméditerranéen	5) Altimontain inférieur	6) Altimontain supérieur

Dans l'étage 4 on pourrait distinguer un type humide à Châtaignier et un type sec à Chêne-vert.

Une nomenclature pour chaque région paraît le parti le plus sage. Il y a déjà une telle confusion chez les divers auteurs qu'il vaut mieux décider que la région méditerranéenne a droit à une nomenclature spéciale. Cela aura au moins l'avantage de limiter l'extension des termes confus.

ARTICLES CITÉS

GAUSSEN (H)., 1934. Les étages méditerranéens. *Assoc. fr. pour l'avancement des Sc.* C. R. de la 58.° Session, Rabat 1934, pp. 249-254. Paris 1934 (paru en 1935).

MAIRE (R.), et L. EMBERGER, 1927. Vue d'ensemble de nos connaissances phytogéographiques du Maroc. I. Les Etages climatiques de végétation. *Comptes rendus de l'Ac. des Sciences*, t. 185, 1927 — I, pp. 1561-1563. Paris.

SALVADOR, 1926. Les exigences climatiques du Cèdre de l'Atlas. *Bull. de la Silva mediterranea*, III° Année, 1926, pp. 27-33. Firenze.

PLANTAS RECENTEMENTE HERBORIZADAS EM PORTUGAL

por

JOÃO DE CARVALHO E VASCONCELOS

(Professor auxiliar do Instituto Superior de Agronomia)

Phleum pratense L. — O professor D. António Xavier Pereira Coutinho na sua «Flora de Portugal» cita apenas como existente no nosso País o *Phleum pratense*, var. *nodosum* (L.) GAUD. Realmente é êste o que temos herborizado, mas o Engenheiro Agrónomo João Lourenço trouxe-nos, dum lameiro das proximidades de Bragança, um exemplar de *Phleum pratense* L., ali espontâneo, que apresenta as características do tipo específico. Na mesma herborização foi também encontrada a variedade *nodosum*.

Pode pois considerar-se como existente no País o tipo específico do *Phleum pratense* L.

Festuca pratensis × *Lolium multiflorum*. — Encontrámos na Cêrca dos Jerónimos, em Belém, alguns exemplares dêste híbrido que apresenta caracteres intermédios dos progenitores e notável vigor.

O Lolium multiflorum LAM. é como se sabe espontâneo entre nós e a *Festuca pratensis* HUDS. era cultivada nos talhões de experiência da antiga Estação Agrária Central onde, de resto, também se cultivava o *Lolium multiflorum* LAM.

Êste híbrido foi descrito por ASCHERSON e GRAEBNER (1) e mais tarde por HOLMBERG (2) e citado e estudado por vários autores. Entre nós, porém, ainda não tinha sido observado, segundo supomos.

---

(1) Synopsis der Mitteleuropaeischen Flora—Leipzig 1902.

(2) Ein unzweifelhafter Bastard zwischen *Festuca pratensis* (Huds.) und *Lolium multiflorum* (Lam.) nachgewiesen, Bot. Notiser N.° 2—LUND 1930.

Nigella hispanica L. forma *albiflora* f. n. — A *Nigella hispanica* L. segundo as descrições de PEREIRA COUTINHO (1), SAMPAIO (2), WILKOMM e LANGE (3) e AMO y MORA (4) apresenta flores azuis, embora lhe atribuam, divergindo, diversas intensidades de coloração.

Tivemos ocasião de observar nas proximidades de Elvas a existência de exemplares desta ranunculácea com o cálice petaloide branco, juntamente com outros mais freqüentes de sépalas duma coloração entre o azul e o purpúreo. Duns e doutros colhemos exemplares que temos arquivados no Herbário do Instituto Superior de Agronomia. Tratando-se dum carácter tão evidente e existindo completa semelhança quanto aos outros caracteres, devemos considerar as plantas com o cálice petaloide branco como constituindo uma forma que poderemos denominar *albiflora*.

Medicago Blancheana BOISS. var. *Bonarotiana* (Arcang.) Urban. vel. *Medicago Bonarotiana* (Boiss.) — Numa propriedade do Ex.^{mo} Sr. Dário Canas em S. Julião do Tojal, encontrámos, em Junho de 1932, uma planta desta *Medicago* que na ocasião não conseguimos identificar.

Verificámos apenas que se tratava duma planta ainda não citada em Portugal. Possìvelmente, visto que na mesma propriedade se cultivavam trigos italianos, a planta devia ter sido introduzida com sementes dêsses trigos.

O exemplar herborizado estava em frutificação abundante com vagens bem constituídas; acha-se actualmente arquivado no Herbário do Instituto Superior de Agronomia.

Será interessante verificar se novos exemplares se poderão encontrar no mesmo local aonde não tivemos ocasião de tornar a voltar pela mesma época do ano.

Recentemente, estudando de novo o exemplar, conseguimos a sua classificação.

As características distintivas da espécie são as seguintes:

---

(1) Flora de Portugal, 1913.
(2) Manual da Flora Portuguesa.
(3) Prodromi Florae Hispanicae.
(4) Flora fanerogamica de la Peninsula Hiberica.

Planta anual, com pubescência aplicada. Caule erecto ou ascendente com 2 a 6 dm. Foliolos obovado-romboidais. Pedúnculos 1-2-floros, geralmente mais compridos que a fôlha próxima. Vagem lenticular sub-globosa, dextro.sa, pubescente, com as espiras membranáceas, com nervuras reticuladas e contínuas na margem que se apresenta rugosa, convexas, escuras, com 10 a 12 mm. de diâmetro.

A var. *Bonarotiana* (Arc.) Urban. distingue-se por ter a vagem sub-globosa, com 6 espiras inermes.

É espontânea na Itália desde Florença a Settignano e Ponte-a-Mensole e encontra-se noutros pontos da região Mediterrânea, segundo FIORI (1).

Exemplares que examinámos no Herbário do British Museum of Natural History, de Londres, condizem com o nosso exemplar.

Scorpiurus vermiculata L. var. nova? — O Engenheiro Agrónomo João Quintela Pessoa Lopes, trouxe-nos vagens dum *Scorpiurus* das proximidades de Alcácer do Sal que, tendo quási as mesmas dimensões que as do *Scorpiurus vermiculata* L. com as quais vinham misturadas, apresentavam outras características.

As granulações das costas em vez de serem peltadas, como as do *Scorpiurus vermiculata* L., eram mais reduzidas assemelhando-se um pouco às do *Scorpiurus muricata* L.

Tratar-se-à duma espécie ainda não citada em Portugal, dum híbrido de *Scorpiurus muricata* × *vermiculata* ou apenas duma variedade ou variação do tipo específico *Scorpiurus vermiculata* L.?

Pesquizas que tencionamos efectuar talvez esclareçam êste caso.

Nas descripções e espécies de *Scorpiurus* que encontrámos, nenhuma condiz, quanto aos carecteres da vagem, com os exemplares a que nos referimos.

(1) FIORI, PAOLETTI e BEGUINOT — Flora Analítica de Itália — Vol. II.

OBSERVATIONS SUR LA FLORE MYCOLOGIQUE MALGACHE

VI

LES CHAMPIGNONS DES TERMITIÈRES

PREMIÈRE NOTE : BASIDIOMYCÈTES

par le

DR. ROGER HEIM (Paris)

DANS le présent travail nous dresserons un premier relevé des espèces de Basidiomycètes jusqu'ici recueillies sur les termitières à Madagascar, et en préciserons les caractères essentiels. Nous n'avons examiné la question que du seul point de vue systématique, sans prendre parti dans les discussions auxquelles ont donné lieu les rapports biologiques qui lient les champignons des termitières aux insectes mêmes. Nous pensons cependant que les espèces qui suivent, dans cette première Note, ne jouent à ce sujet aucun rôle effectif, et qu'elles ne sont en fait que des commensales. En réalité, il conviendrait de séparer celles-ci, espèces saprophytes soit occasionnelles, soit adaptées, des espèces proprement termitophiles se reproduisant à partir des mycotêtes sur les meules édifiées par les insectes. Une étude de JUMELLE et PERRIER DE LA BÂTHIE attribue les mycotêtes, fréquentes sur les termitières malgaches *(Termes Perrieri)*, non pas à un Basidiomycète comme dans les régions d'Asie méridionale et d'Insulinde, mais à l'une des espèces de *Xylaria* que divers auteurs ont signalées aussi en cet habitat. Nous réserverons à une autre Note nos remarques concernant ce groupe d'Ascomycètes termitophiles de la Grande Ile, de même que celles qui s'appliquent aux Micromycètes. Par contre, nous profiterons de ce travail pour décrire ci-après une *Omphalia* venant sur fourmilière.

A) LES AGARICS.

1.°) **Omphalia myrmecophila,** sp. nov.

DESCRIPTION

Caractères macroscopiques:

PERIDIUM atteignant 2 cent. de diam., irrégulièrement convexe puis aplani un peu umboné, orbiculaire difforme; à marge *peu régulière* un peu lobulée, *droite*, mince, montrant par transparence des *stries anastomosées;* à cuticule *glabre*, non séparable; nettement *hygrophane;* à l'état frais, *rose sublilacin* marqué par la trace brun rouge des lames

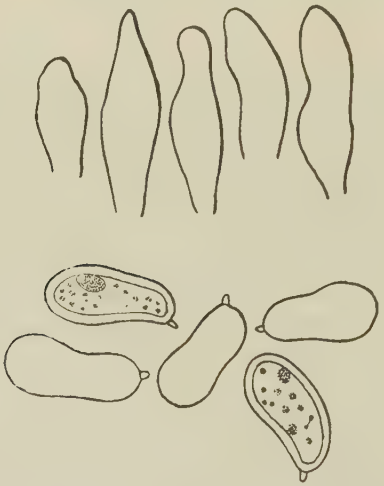


Fig. 1. — *Omphalia myrmecophila* Heim: en haut poils cystidiformes de l'arête des lamelles (× 1000); en bas, spores (× 2000).

et lamellules, avec le centre brun lilas (K.85); pâlissant par dessiccation, et alors rose lilas gouaché (K.3 B, K.53 foncé), plus foncé au centre (K.97 clair); à chair peu épaisse.

STIPE *long et grèle*, de 2-5 cent. × 1-1,5 mill.; s'épaississant régulièrement vers la base un peu *bulbilleuse*, hérissée de *soies jaune pâle* et atteignant 2 mill. d'épaisseur; rose lilas orangé (K.97); glabre, *creux, fibreux-fragile.*

LAMELLES *peu nombreuses* (une douzaine), accompagnées de 3 séries de lamellules (la dernière à éléments courts et bas); *épaisses, anastomosées par des veinules* analogues, *concentriques*, se succédant régulièrement en s'épaississant de la marge vers le centre; larges ($\leq$ 3,5 mill.); à arête entière et concave; *gris lilas clair;* arquées-décurrentes et longuement adhérentes en filets non anastomosés dans la partie supérieure du stipe.

CHAIR mince, tenace dans le chapeau, molle et fibreuse dans le stipe, crème, à faible odeur, à saveur nette de *radis*.

SPORES blanches en masse.

Caractères chimiques:

Gaïac, gaïacol, pyramidon: sans action. Faible pigment ocré dans l'alcool.

Caractères micrographiques:

SPORES de 7,5-9 $\times$ 3,5-4,5 μ, phaséoliformes-cylindracées, *étranglées dans la partie médiane*, à appendice hilaire petit; à membrane *simple, lisse*, épaisse de 0,7 μ; cytoplasme à grosses granulations chromophiles (bleus acides); incolores.

BASIDES claviformes-cylindracées, *petites*, de 28-30 $\times$ 7-7,5 μ, à 4 stérigmates très longs et arqués. Sous-hyménium rameux.

Arête des lamelles stérile, à poils cystidiformes irrégulièrement cylindriques, claviformes ou sublosangiques, de 7-8,5 μ de largeur en général, à membrane assez épaisse (1 μ), réfringente et incolore.

Pas de cuticule piléique différenciée: la chair superficielle est constituée de quelques assises de grandes cellules globuleuses, de 20-40 μ de diamètre, accompagnées d'hyphes connectives dont certaines, couchées, forment un revêtement discontinu rudimentaire; chair profonde à éléments allantoïdes et subglobuleux emmêlés lâchement.

Pas de revêtement du stipe dont la chair est constituée d'hyphes *cylindriques*, parallèles, molles, à membrane mince, très rétrécies aux cloisons, de 10-35 μ de largeur en profondeur, plus étroites à la périphérie; très rares poils cystidiformes dressés, peu visibles.

Trame des lamelles régulière, à grosses hyphes allan-

toïdes parallèles ou à peine emmêlées, atteignant 20-25μ de largeur.

Rares laticifères grêles, de 3μ environ de largeur, sinueux, réfringents.

Poils aigus de la base du stipe formés d'hyphes grêles, cylindriques, de 2,5μ env. de diam., sinueuses à leur extrémité, à membrane assez épaisse et réfringente, souvent incrustées de nodules minéraux amorphes.

Habitat et répartition géographique :

En individus nombreux, cespiteux ou isolés, sur une fourmilière inhabitée. Forêt primitive orientale de la moyenne vallée de l'Onibe, en aval de Fotsialana. N.° H. 9, 11 novembre 1934 (leg. Roger Heim).

OBSERVATIONS

Cet Agaric montre une disposition hyménienne remarquable: les anastomoses latérales entre les lames apportent à son hyménium un aspect poré qu'on retrouve d'ailleurs chez divers autres Macromycètes charnus, non seulement *Laschia*, *Porolaschia* et *Heliomyces*, mais aussi *Collybia* et Marasmes. Ainsi les *Collybia rheicolor* Berk., *dentata* Murr., *fulvipes* Murr., *ludoviciana* Murr., les *Marasmius Marbleae* Murr., *praetortipes* Murr., *subplexifolius* Murr., *polyporoides* Murr., *plectophyllus* Mgne., *xerophyllus* Berk., *albo-fuscus* Berk. et Curt., *faveolaris* Fr., *cladophyllus* Bk., manifestent à des titres divers une disposition réticulée des plans lamellés.

L'espèce malgache offre la même disposition, plus nette même que dans la majorité des espèces que nous venons de rappeler. Cependant, il ne semble pas qu'on puisse lui apporter une valeur autre que spécifique, quoique il s'y ajoute des caractères macro- et microscopiques intéressants. D'abord le port, la décurrence marquée des lamelles, leur rareté et leur aspect pliciforme, la position centrale du stipe, et l'extrême minceur de la chair piléique réduite à quelques assises cellulaires, concordent pour placer cette espèce dans le genre *Omphalia*. Sa marge droite la rapproche de la section friésienne des *Mycenariae*, mais son port l'apparente mieux aux *Collybiariae*, d'autant qu'elle n'est

pas sans manifester quelque proximité, par son revêtement et son hyménium, avec les *Myxocollybia* Singer, c'est-à-dire le groupe du *Collybia velutipes*, et plus particulièrement encore avec le *Collybia rheicolor* Berk., sudaméricain, à hyménium pareillement alvéolé. En somme, aucune des deux sections classiques d'*Omphalia* ne nous satisfait complètement à son propos, et cependant la décurrence des feuillets nous conduit infailliblement à cette détermination générique que le chapeau plan et non déprimé contrarie. Le profil très particulier des spores non amyloïdes n'autorise qu'une distinction spécifique plus accentuée. Nous nous réservons de préciser plus tard la position de cette forme à la faveur de la définition d'autres espèces tropicales.

2.°) **Leucocoprinus** sp..

On sait que divers mycologues — BERKELEY, BROOME, HOLTERMANN, HENNINGS et NYMAN —, à la suite des observations fondamentales de SMEATHMAN (1781) ont décrit un certain nombre d'Agarics venant dans les nids de termites, utilisés et cultivés (prétend-on) par ces insectes sur leurs propres excrétions, et que l'éminent mycologue anglais T. PETCH, dans une étude magistrale (1), a établi une synonymie entre la plupart de ces espèces malgré qu'elles fussent rattachées par les auteurs à des genres bien différents: *Armillaria eurhiza* Berk. et Br., *Lentinus cartilagineus* Berk. et Br., *Collybia sparsibarbis* Berk. et Br., *Pluteus Rajap* Holterm., *Pholiota Janseana* P. Henn. et Nym., *Flammula Janseana* P. Henn. et Nyman, *Volvaria eurhiza* (Bk. et Br.) Petch, et peut-être: *Pluteus Treubianus* P. Henn. et Nym., *Pluteus bogoriensis* P. Henn., *Pluteus termitum* P. Henn..

Nous avons nous-même étudié et déterminé ce champignon provenant des termitières d'Indo-Chine, grâce au matériel recueilli par M. J. BATHELIER, qui a publié d'ailleurs sur la question une substantielle étude (2), et nous avons

(1) T. PETCH. — The fungi of certain Termite Nests *(Ann. of the Royal Botanic Gard. Peradeniya*, III, Pt. II, p. 185-270, nov. 1906).

(2) J. BATHELIER. — Les cultures mycéliennes des Termites d'Indochine, Paris, 1927.

admis, comme M. T. PETCH, qu'il s'agissait d'une Volvaire privée de volve par suite de son habitat spécial.

Or, aucune récolte n'est venue jusqu'ici apporter l'indication que le fameux Agaric des termitières existât à Madagascar. Par contre, il semblerait bien, d'après quelques observations de JUMELLE et H. PERRIER DE LA BÂTHIE (1), que le champignon cultivé à Madagascar par les termites, notamment *Termetes Perrieri*, fréquent en Boina, soie un *Xylaria* se rattachant probablement à l'une des espèces termitophiles de ce genre que divers auteurs — BERKELEY, PENZIG et SACCARDO, PETCH — ont étudiées, et dont nous avons retrouvé parmi les matériaux de M. BATHELIER une forme typique, *Xylaria Gardneri* Berk. var. *minor*. En somme, le champignon «cultivé» par les termites à Madagascar serait un *Xylaria*, comme en Afrique équatoriale, et non un *Volvaria*, comme en Asie méridionale.

Cependant, à la veille de notre retour en Europe, au cours d'une rapide excursion faite au Sud de Diego-Suarez, dans la forêt d'Analalava — dont la végétation marque déjà des particularités du domaine caducifolié occidental —, nous avons recueilli sur une termitière plusieurs échantillons croissant en touffes d'une Lépiote chromosporée et annelée bien différente à la fois de l'Agaric des termites (le *Volvaria*) et des Lépiotes radicantes décrites sur termitières d'Afrique (*Lepiota Le Testui*, etc...). Son mycélium blanc très abondant enrobait les alvéoles de la termitière dans un feutrage filamenteux.

Quoique les circonstances ne nous aient pas permis d'en prendre une description macroscopique suffisante, il nous est possible de la caractériser, tout en réservant la signification exacte de son habitat.

Leucocoprinus sp.

Notes descriptives très succinctes :

Péridium largement conique-subumboné, de 2-3,5 cent. de diam., blanchâtre grisonnant. *Stipe* cylindrique s'épais-

(1) H. JUMELLE et H. PERRIER DE LA BÂTHIE. — Termites champignonnistes et champignons des termitières à Madagascar (*Rev. gén. de Botan.*, XXII, p. 30-64, 1910).

sissant un peu vers la base, long mais solide, de 4-6 cent. $\times$3-5 mill., dur à la base non radicante, concolore. *Lamelles* serrées, blanchâtres puis crème. *Chair* blanchâtre.

SPORES amygdaliformes-allongées, à partie apicale conique-aiguë, de 9,8-11,2$\times$5,5-6,6μ à arêtes apicales à peine convexes ou même légèrement concaves; à pore germinatif étroit et profond surmonté d'une hernie papilleuse endosporique hyaline; à double membrane moyennement épaisse (1μ, 3), subhyaline; à appendice hilaire petit; à plasma ocre rosé clair.

La coloration ocre rosé des spores permet de rappeler ici que plusieurs Lépiotes tropicales — et même européennes [*echinata* (Roth) Quél., *Eyrei* (Mass.) Lge] — possèdent des spores soit colorées à l'état frais, soit incolores puis se fonçant jusqu'à devenir brun olivâtre. Cette variabilité de la coloration de la sporée est très manifeste chez certaines

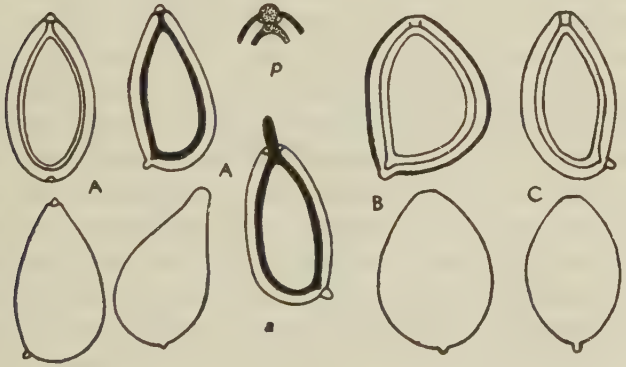


Fig. 2. — A: *Leucocoprinus* sp. des termitières d'Analalava, spores ($\times$ 2000), en a une spore commençant à germer, en p détail du pore germinatif. — B, spores de *Leucocoprinus caepestipes* (Madagascar); en C, spores de *Leucocoprinus cretaceus* ($\times$ 2000).

espèces (comme *Lepiota flavidorufa*) et l'intensité de cette coloration est telle que diverses Lépiotes exotiques ont certainement été classées parmi les *Psalliota (Agaricus)*

ou les *Chitonia*. Le genre *Chlorophyllum* Massee, qui s'applique notamment au *Leucocoprinus molybdites* (et à ses nombreux synonymes: *Morgani* Peck, *esculenta* Massee, *madagascariensis* Dufour, etc.) repose sur une distinction arbitraire. En fait, il conviendrait de ne pas oublier cette importante question dans les essais de classification des Lépiotes; les travaux européens, basés sur un nombre relativement faible de formes, ont donné à cette classification une armature conventionnelle si l'on envisage les Lépiotes dans leur ensemble, avec leurs véritables limites, leur importance numérique et leur diversité spécifique et générique. Cependant il convient d'autre part de ne mesurer la pigmentation des spores de certaines Lépiotes tropicales qu'à sa juste valeur, en séparant l'influence de la dessiccation, qui accélère fréquemment cette coloration, de la nature précise du pigment sporique sur le frais.

De toute façon, on ne saurait d'ailleur apporter à ce caractère une notable valeur systématique. Presque toutes les Lépiotes à spores colorées que nous avons recueillies sous les tropiques peuvent être rattachées au genre *Leucocoprinus sensu lato*, et la coupure *Chlorophyllum* n'a qu'une valeur artificielle. On peut dire, en s'exprimant autrement, *que les Lépiotes (sensu lato) forment un groupe à spores polychromes* (blanches, rosées, ocracées-olivâtres, vertes, pourpres), et pigments surtout plasmatiques.

En tout cas, notre champignon se différencie nettement par ses caractères sporaux des espèces qui macroscopiquement lui sont apparentées: les dimensions relatives et absolues des spores, leur profil, les caractères du pore germinatif, les membranes et leur épaisseur, paraissent différencier nettement cette espèce. Nous avons dessiné à côté de ses spores (9,8-11,2 × 5,5-6,6 μ), celles de deux autres espèces communes avec lesquelles elle pourrait être confondue: *Lepiota Morgani* (= *Leucocoprinus cepaestipes*) à spores nettement plus ventrues, *L. cretacea* [= *Hiatula cretacea* (Bull.) Heim] à spores plus régulièrement elliptiques et double membrane plus épaisse (1,5-1,7 μ).

3.°) **Agaricus campestris** Fr. ex Lin. f.ª *termitum*

On trouve au voisinage des termitières, d'après JUMELLE et PERRIER DE LA BÂTHIE (1), une Psalliote que DUFOUR, sur des matériaux envoyés par PERRIER DE LA BÂTHIE de Marovoay, a décrite sous le nom de *Psalliota termitum* (2), malheureusement de façon très incomplète. Il est possible qu'il ne s'agisse là que d'une forme d'*Agaricus campestris*, assez commune à Madagascar dans les lieux fréquentés par l'homme, et dans les pâturages à boeufs. Ce champignon semble croître parfois aux environs immédiats des nids de termites, mais sans être lié obligatoirement à cet habitat.

B) LES BOLETS

Nous avons reçu tout récemment de notre correspondant indigène, Arsène Botozanany, quelques échantillons d'un bolet récolté sur une termitière abandonnée, au Nord-Ouest de Tamatave. Il appartient à un groupe de Bolets communs à Madagascar, macroscopiquement très voisins de la stirpe *subtomentosus (subtomentosus, chrysenteron, versicolor,* etc.), mais qui s'en distinguent microscopiquement par leurs nombreuses cystides très aiguës et colorées au sommet et à membrane très épaisse et réfringente.

Comme l'étude de ces bolets fera l'objet d'un travail ultérieur, nous nous contenterons de donner ici la description encore insuffisante (notamment en ce qui concerne les teintes) de la forme recueillie sur termitière, en ajoutant que c'est la première fois qu'un bolet est signalé en cet habitat.

Xerocomus sp.

PÉRIDIUM de 2 à 5 cent. de diamètre, d'abord fortement convexe, presque hémisphérique, puis déprimé; à cuticule lisse non séparable, finement *veloutée*-tomenteuse, mate; jaune brunâtre, unicolore, épais.

(1) *Loc. cit.*

(2) L. DUFOUR. — Quelques champignons de Madagascar *(Rev. gén. de Botanique,* XXV, p. 497-502, 1913).

STIPE grêle, généralement assez court ($\leq$3 cent. de hauteur, 4-5 mill. et rarement 10 mm. de largeur), ni strié ni réticulé, entièrement et grossièrement *furfuracé, rouge,* très *facilement séparable* du péridium.

HYMÉNIUM assez facilement séparable, adné, profond ($\leq$10 mm.), à pores *larges,* arrondis, plus souvent *hexagonaux ou allongés* (surtout près du stipe), de 1 à 4 mill. de longueur ou de diamètre, *jaunes;* à consistance tenace.

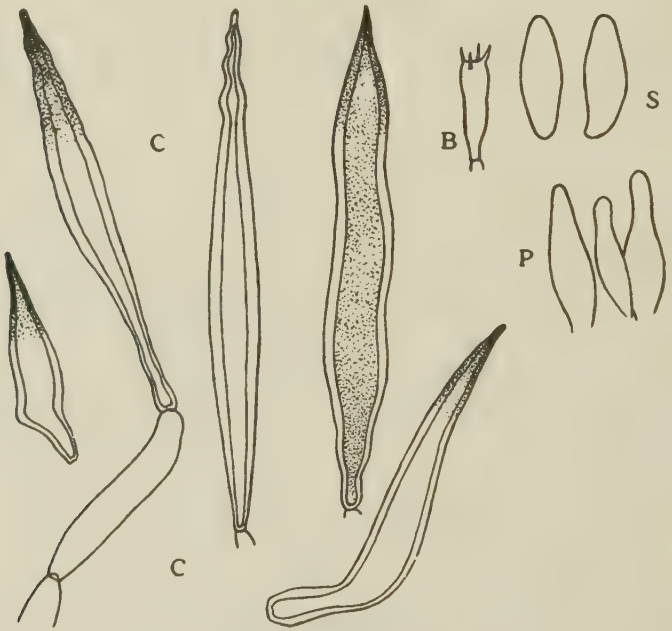


Fig. 3. — *Xerocomus* sp., termitophile: B, baside (×600); S, spores (×1000); C, cystides hyméniennes à membrane épaisse et réfringente (×500); P, poils cystidiformes à membrane mince.

CHAIR *spongieuse,* aqueuse, molle dans le chapeau; dure et *cassante* dans le stipe; se colorant *instantanément en bleu* à l'air ou au toucher; odeur presque nulle, saveur fade.

SPORES longuement sublosangiques, de 12,5-16,5×4,6-5,9μ, à dépression dorsale accusée; lisses, à membrane assez mince, *ocre olivâtre.*

CYSTIDES hyméniales extrêmement *abondantes,* généralement de 75-120×12-14μ, *fusiformes très pointues* à l'extré-

mité, à col parfois bien individualisé mais toujours trapu, à *membrane très épaisse* (atteignant 3 à 4,5μ), *à partie apicale jaune verdâtre;* se raccordant directement aux hyphes allantoïdes fondamentales.

BASIDES tétraspores, de 30-35$\times$8-9μ, brièvement claviformes. Poils cystidiformes fusoïdes, à membrane mince. Nombreux laticifères.

Saprophyte; isolé ou en petits groupes; sur termitière abandonnée. Ivoloina, 20 septembre 1937 (leg. Arsène Botozanany).

C) LES GASTÉROMYCÈTES

1.°) **Gyrophragmium Delilei** Mont.

Sur termitière, Befanany, province de Tuléar, 1er juillet 1921, leg. H. Poisson, dét. Patouillard. — A la base d'une termitière, sur sol silico-argileux de décomposition gneissique, vallée du Manambolo, pays antandroy, 24 nov. 1931, leg. R. Decary, dét. R. Heim.

L'aire de distribution de ce *Gyrophragmium*, jusqu'ici propre au bassin méditerranéen, à l'Afrique septentrionale et à l'Asie centrale, se trouve donc augmentée du domaine désertique du Sud-malgache. Il est intéressant de constater

Fig. 4. — *Gyrophragmium Delilei* Mont.: à gauche, 2 spores normales; à droite, 4 spores anormales ($\times$ 2000) (Madagascar, sur termitières).

que dans cette région le champignon paraît bien adapté à l'habitat termitophile, de même que certains *Podaxon*.

Les spores de nos échantillons (un peu plus grosses sur

celui de l'Androy) mesurent de 5,4-6,4-8,4 × 4,4-4,6-5,6 μ. Elles sont *non pas globuleuses* comme l'écrivent à tort les auteurs (même PETRI), mais bien *obovoïdes*, offrant un pore germinatif apical profond. Nous avons observé à diverses reprises des spores anormales, parfois à 2 pores germinatifs, probablement assimilables à des spores composées qui font vaguement penser aux «pseudobasides» que nous avons signalées chez certains *Podaxon* (fig. 4).

2.°) Les **Podaxon: termitophilus, indicus, carcinomalis**

En reprenant l'étude de nombreux échantillons de *Podaxon* conservés dans les collections du Muséum, enrichies d'envois faits de Madagascar par M. R. DECARY, nous sommes arrivé à cette conclusion que tous les Podaxons termitophiles malgaches ne se rapportaient pas exclusivement à l'espèce décrite par JUMELLE et PERRIER DE LA BÂTHIE sous le nom de *Podaxon termitophilus:* de même que le *Gyrophragmium Delilei*, deux autres *Podaxon*, ordinairement arénicoles, — les *Podaxon indicus* et *carcinomalis* — peuvent s'adapter, dans le Grande Ile, au substratum de choix que constituent dans les lieux secs les alvéoles des nids de termites et la terre qui les supporte.

a) **Podaxon termitophilus** Jum. et Perr. de la Bâth..

Madagascar (sans indication de localité), 1915, dét. Jumelle; Majunga, 2-I-21, leg. Poisson; environs de Maromandia, 27-XII-22,23-I-23,12-II-23,28-II-23, leg. Decary; Majunga, août 1922, leg. Decary; Ambovombe, 20-XII-24, leg. Decary; Bevilany, (limite de l'Androy et de l'Anosy), avril 1922, leg. Decary; Morombe, juillet 1934, leg. Bouriquet.

Les particularités de silhouette et par conséquent de proportions relatives du *Podaxon termitophilus* restent à peu près constantes selon les individus, les récoltes, et quelque soit l'âge des échantillons. Le tableau suivant mentionne les dimensions de hauteur totale (H), de hauteur

du péridium (h) et de largeur maximum du péridium (l) pour ceux, parmi les échantillons que nous avons examinés, dont l'état de conservation permet ces précisions.

H	h	l
18 cm.	9 cm.	
15	10	
15	9,5	
14,5	7,5	
14	9,5	
13,5	9	
13	8,5	4,3
13	6,5	
12	7,5	3,5
12	6,8	2,3
11,5	6,5	3,2
11	6,2	3,2
9,5	5	3
9	5	
8	3,5	1,8
7,5	3,5	1,2
6,5	3,5	1,1

On verra donc que les proportions restent approximativement les mêmes: la hauteur du péridium est à peu près la moitié de la hauteur totale du champignon, généralement un peu plus élevée, et si l'on tient compte du fait que la partie basale vivante est enterrée de 1/2 à 1 cent. en général, on en déduit que la hauteur du chapeau est *légèrement mais nettement supérieure* à celle de la portion *visible* du stipe. Quant à la largeur maximum du péridium, elle reste approximativement la moit é de sa hauteur quels que soient les dimensions absolues et l'âge du champignon.

Le caractère spécifique remarquable de ce champignon réside dans la forme de son péridium allongé, étroit, fusiforme, et très pointu en son sommet: cette particularité ne se retrouve chez aucun autre *Podaxon*. L'enveloppe, mince mais plus ligneuse que papyracée, bosselée, cassante, fendue à sa base, ocracée mêlé de purpurin, se retire facilement comme un cocon, laissant apparaître une gleba cotonneuse, à la fois laineuse et arachnoïde, entière, compacte, superficiellement ridée-scrobiculée, dont la forme rappele celle de sa coque, mais moins pointue au sommet. Quant au stipe, il

est élancé, étroit, de 3 à 7 mill. de largeur, s'épaississant à sa base régulièrement et assez brusquement en une sorte de disque épais, intimement lié à la terre ou au revêtement de la termitière, pouvant atteindre 15 mill. de largeur, et parfois amalgamé avec le sable, la latérite ou le gravier en un bulbe sphérique qui peut à son tour se prolonger en une courte racine et former alors un tubercule souterrain turbiniforme mesurant jusqu'à 4-5 cent. de hauteur. Ce

Fig. 5.—*Podaxon termitophilus* Jum. et Perr. de la Bâth.: filaments de capillitium (×500) et spores (×1000).

stipe est ocracé sale, strié longitudinalement ou un peu hélicoïdalement, parfois recouvert de larges écailles caduques, à écorce orangé vif, ocre roux ou ocracé sale, à chair crème olivâtre, roux orangé ou ocrée, très dure; il se montre longtemps presque entièrement plein et traversé d'un étroit canal, puis d'une cavité longitudinale plus large, souvent partiellement occupée par de fines fibres soyeuses. Ici encore, c'est la forme assez constante du stipe qui constitue un caractère taxonomique notable, et non pas la nature précise de sa striation, ni la teinte de son écorce ou de sa chair.

La gleba, pourpre noir, a la teinte du *Sterigmatocystis*

nigra, sauf tout au début, quand le péridium est encore fermé, où elle varie du crème à l'orange.

Nous pouvons donc conclure de cette étude que le *Podaxon termitophilus* est une espèce strictement termitophile, endémique malgache, bien caractérisée d'abord par la forme de son péridium, puis par son port, par la couleur pourpre noir de sa gleba — sauf à l'état très jeune —, par son capillitium *non gordioïde ni strié*, mais *irrégulièrement large* (2,5 à 6 μ), *à membrane peu épaisse* (0,8-1 μ, et jusqu'à 2,5 μ), *souple*, enfin par ses spores ovoïdes de 9,5-12 $\times$ $\times$ 8,5-9,5 μ.

b) **Podaxon indicus** (Spreng.) sensu Heim.

Cette espèce à été trouvée sur termitière par M. Poisson le 1 ^{er} juillet 1921, lors de son deuxième voyage dans la région de Tuléar (S-O.). La détermination, faite par M. PATOUILLARD sous le nom de *indicus = pistillaris*, est conforme à notre propre compréhension de cette espèce sur laquelle nous avons fourni une précédente étude (1).

Le seul échantillon, termitophile et malgache, mesure 9 cent. de hauteur totale, dont 3,5 cent. pour la hauteur du péridium et 24 mill. pour sa largeur. La forme du péridium est ovoïde, arrondie au sommet; le stipe raide, cylindrique, large de 3,5 à 8 mill., va en s'épaississant insensiblement vers la base qui est plus large mais non bulbeuse; son écorce est orangé lilacin, sa chair citrin clair. La gleba est ocracée tirant sur l'olivâtre.

Les spores varient énormément de dimensions: 6,8-12 $\times$ $\times$ 5-8,5 μ, même à l'intérieur de la même gleba selon le lieu du prélèvement. Il est d'ailleurs difficile de s'assurer quand ces spores sont complètement mûres et comme elles se rapetissent lors du stade final de maturation, les mesures sont facilement entachées d'erreur si l'on n'y prend garde.

En somme, cette espèce, quoique venant sur termitières, est manifestement identique au *Podaxon indicus* tel que nous l'avons précisé d'après les échantillons des herbiers et

(1) Roger Heim. — Mission saharienne Augiéras-Draper, 1927-1928. Champignons (*Bull. du Muséum*, 2.^{e} sér., IV, N.° 7, p. 915-922, fig. 2 pl., 1932).

les récoltes récentes de T. MONODE et de BRUNEAU DE LABORIE au Sahara et en Mauritanie. Ajoutons que nous n'avons cependant pas retrouvé sur l'échantillon malgache les particularités microscopiques remarquables de certains spécimens africains, représentées par des *pseudobasides* ou spores géantes succédant à un avortement de certaines basides et pour lesquelles nous avons d'autre part donné une interprétation. Mais ce fait ne saurait diminuer en rien la certitude de notre détermination.

c) **Podaxon carcinomalis** Fr.

Parmi les échantillons de *Podaxon termitophilus* recueillis à Madagascar et examinés avant nous, figurent dans l'Herbier du Muséum deux échantillons déterminés *pistillaris = indicus* par PATOUILLARD, recueillis par R. DECARY aux environs de Maromandia le 27 décembre 1922.

L'examen approfondi de ces deux spécimens nous a montré qu'ils se rapportaient à deux espèces distinctes. Le petit échantillon, très jeune et à gleba encore rousse, est un *P. termitophilus* typique. L'autre, très avancé, présente les caractères micrographiques du *P. carcinomalis* auquel il doit être rattaché. C'est évidemment le mélange de ces deux espèces qui a conduit M. PATOUILLARD à rattacher ces échantillons à une troisième, à laquelle aucun des deux ne doit être à notre avis assimilé.

L'échantillon malgache de *P. carcinomalis*, à stipe radicant, mesure 15,5 cm. de hauteur totale dont 2,5 pour le péridium. Il possède une gleba laineuse-compacte, brun pourpre foncé sauf au sommet brun ocré et moins mûr; le stipe épais de 8 à 12 mill., *à large prolongement radiciforme ligneux*, est cylindrique, peu épaissi à la base, muni d'une écorce brun ocre olivâtre, à chair orangée autour du médulle central à moëlle fibreuse blanchâtre.

Ses caractères micrographiques sont ceux du *P. carcinomalis*, dont nous avons pu vérifier sur plusieurs échantillons provenant d'Afrique du Sud, déterminés par LÉVEILLÉ et par TULASNE, et physionomiquement identiques à celui

de Maromandia, les particularités des filaments de capillitium indépendantes de l'âge de la gleba: *très épais* (10-16 μ, avec une membrane atteignant 3-3,5 μ d'épaisseur), d'abord

Fig. 6.—*Podaxon carcinonalis* Fr.: filaments de capillitium (×500) (Madagascar, sur termitières).

olivâtre-ocracé clair, puis *opaques et brun foncé, sinueux--spiralés* non rétrécis, réguliers et gordioïdes, finalement à membrane subtilement *striée-rayée hélicoïdalement;* à spores ovoïdes 8-10 (-11) × 6-8 (-8,8) μ, à large et profond pore germinatif.

Nous résumerons la précédente discussion relative aux trois espèces termitophiles malgaches dans le tableau suivant:

	P. termitophilus	*P. indicus*	*P. carcinomalis*
Dimensions: hauteur totale	moyennes H $\leqslant$ 20 cent.	petites H $\leqslant$ 10 cent., rarement plus.	grandes H $\leqslant$ 26 cm.
Hauteurs comparées du péridium (Hp) et du stipe (Hs)	Hp $\geqslant$ Hs	Hp $<$ Hs	Hp $>$ Hs
Stipe	grêle, s'épaississant vers la base bulbeuse en une sorte de faux-sclérote globuleux.	assez épais, cylindrique, non ou à peine radicant.	épais, inégal, longuement radicant.
Forme du péridium	fusiforme pointu	brièvement ovoïde	longuement, ovoïde-cylindracé
Capillitium	non spiralé, ni épais-opaque, ni strié, même à la fin.	non spiralé, ni épais-opaque, ni strié, même à la fin.	*finalement:* spiralé, épais-opaque, strié.
Spores	8,5-13 $\times$ 8-10, μ.	6,8-12 $\times$ 5-8,5 μ.	8-12 $\times$ 6-8,8 μ.
Habitat	toujours termitophile	arénicole, rarement termitophile	arénicole, rarement termitophile
Répartition géographique	domaines occidental, méridional et central de Madagascar.	Afrique saharienne occidentale, centrale et méridionale. Madagascar. Indes. Australie.	Afrique méridionale. Madagascar. Amérique septentrionale. Australie.

Ces diverses indications suffiraient déjà à infirmer les conclusions simplistes de MISS MORSE (1) qui, ayant signalé, après PATOUILLARD et nous-même, la haute variabilité des éléments microscopiques chez les *Podaxon*, en a déduit avec l'aide de superbes photographies que toutes les espèces de ce genre étaient synonymes! Cette assertion, qui la conduit à assimiler des formes aussi foncièrement différentes que

(1) EL. E. MORSE. — A study of the genus *Podaxis* (*Mycologia*, XXV, p. 1-34, 12 pl., 1933).

termitophilus, indicus, carcinomalis, Farlowii (1), *squamosus* (2), n'est d'ailleurs appuyée sur aucune donnée précise, sinon sur cette variabilité dont l'auteur américain n'a pas cherché à démêler les modalités. Car cette variabilité sporale est beaucoup plus apparente que réelle, et elle peut être systématisée. Nous ne prétendons pas, naturellement, qu'une révision sérieuse des *Podaxon* ne permettrait pas d'en diminuer les espèces de quelques unités; nous sommes même persuadé du contraire. Mais le point de vue extrémiste de MISS MORSE ne peut être accepté par ceux qui considèrent que le problème de la spécificité chez les *Podaxon* est un problème difficile, nécessitant de nombreux examens, non seulement microscopiques, mais physionomiques, ainsi qu'un sens critique très avisé. On trouvera dans une note très prochaine quelques arguments précis opposés à la conception américaine à laquelle les mycologues européens, qui ont étudié les espèces africaines et asiatiques, ne sauraient souscrire (3).

(1) à spores de 14-18 × 11,5-15,5 μ.

(2) à spores de 10-16 × 8,8-11 μ.

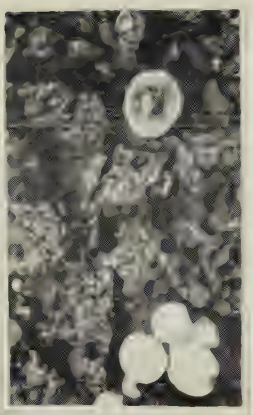
(3) J'exprime mes vifs remerciements à mon excellent collègue M. le Professeur Pierre GRASSÉ qui a bien voulu me confirmer que les fragments du nid en carton de bois sur lequel croissait l'*Omphalia* ci-dessus décrite, appartenait très vraisemblablement à une fourmi, et peu probablement à un *Eutermes* ou un *Microcerotermes*. La fourmilière étant abandonnée, je n'avais pu y déceler la présence d'insectes, vivants ou morts.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

1 et 2, *Omphalia myrmecophila* Heim (forêt de Fotsialana, Onibe, leg. R. Heim, nov. 1934) (1: éch. réduits de 3/4; 2: éch. réduits de moitié . — 3 à 7, *Podaxon termitophilus* Jum. et Perr. de la B. (Bevilany, Androy, leg. Decary, avril 1932) (éch. réduits de 1/4).

1



2

3

4

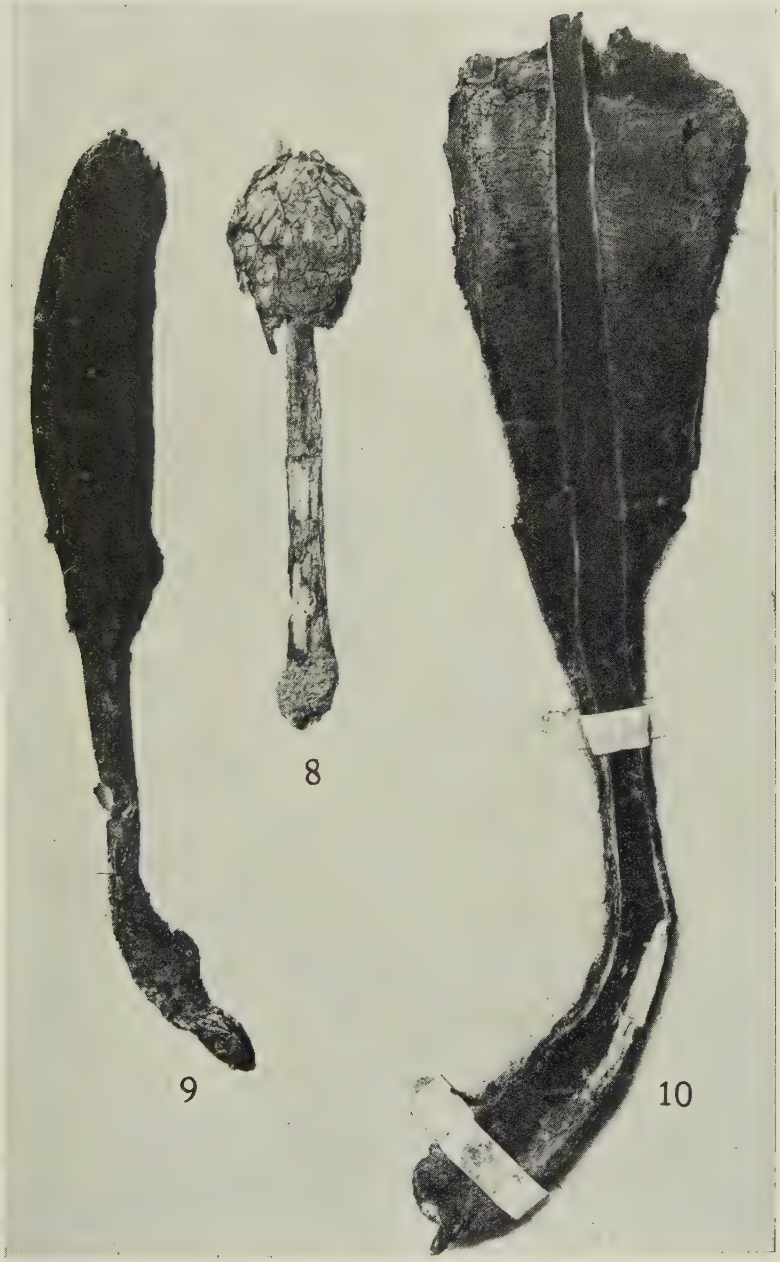
5

6

7

PLANCHE II

8, *Podaxon indicus* sensu Heim (Tuléar, leg. Poisson, juillet 1921) (gr. nat.).— 9. *Podaxon carcinomalis* Fr. (Maromandia, leg. Decary, décembre 1922) (gr. nat.). — 10, *Podaxon carcinomalis* Fr. (Cap. de Bonne Espérance, leg. de Drège, det. Léveillé, Tulasne) (part. infér., gr. nat.)


8
9
10

A FLORA BRIOLÓGICA DA MADEIRA

por

A. LUISIER, S. I.

HÁ trinta anos que estudo os musgos da Madeira. Depois de estudar os materiais provenientes das colheitas do falecido botânico do Funchal[1], Carlos Azevedo de Menezes, com quem estive em relação durante muitos anos e do Herbário do Seminário do Funchal, tentei fazer um trabalho de conjunto em que reuni tudo o que se sabia sôbre os Musgos da Madeira. E não era pouco. Numerosos foram, com efeito, os que, desde Forster em 1772, até Winter em 1912, colheram musgos na Madeira. Já em 1912 podia eu escrever: «Conhecemos actualmente cêrca de 190 espécies de musgos madeirenses e podemos colocar, sem receio, esta ilha entre as regiões que melhor se conhecem sob o ponto de vista briológico.» Publiquei pois na «Brotéria» (1917-1922) o meu trabalho: *Les Mousses de Madère*. Mal tinha eu conc'uido esta publicação, quando principiei a receber do Rev.^{mo} P.^{e} Jaime Barreto e do Rev.^{mo} P.^{e} José Gonçalves da Costa, ambos naturalistas distintíssimos, novos e interessantíssimos materiais que me levaram a fazer uma revisão completa do meu modesto trabalho. Com o título *Les Mousses de l'Archipel de Madère et en général des Iles Atlantiques*, principiei, em 1927, a publicar a segunda edição da minha Monografia. Mas, à vista dos materiais novos que continuava a receber dos meus dedicados correspondentes, julguei mais conveniente interromper. Pareceu-me, com efeito, necessário, para um trabalho mais completo, organizar pesquizas mais extensas e mais metódicas, em tôda a ilha. Resolvi ir pessoalmente explorar a formosa ilha, cuja flora briológica se revelava tão rica e interessante. Já fiz cinco

viagens de exploração, tôdas elas coroadas de feliz exito, graças sobretudo ao generoso e amistoso concurso dos dois naturalistas que já mencionei e do meu incomparável companheiro P.e Daniel de Gois. Pude assim não só enriquecer a flora madeirense de várias dezenas de espécies, algumas novas para a ciência ou pertencentes a géneros e famílias até aqui desconhecidas na ilha, mas também — era êste o fim principal que eu me propuzera — alcançar um conhecimento mais exacto da distribuïção das espécies e do seu *habitat*. Uma coisa me chamou singularmente a atenção: como é que várias espécies que se apresentam com relativa freqüência e abundância, em sítios fàcilmente acessíveis e de facto percorridos por vários colectores puderam até aqui escapar à vista? Assim, por exemplo, *Campylopus Dixoni* Luis. o único representante conhecido na Madeira do subgénero *Pseudocampylopus* Limpr. forma no Chão do Arieiro, no Paúl da Serra, na vertente norte das Torrinhas, etc. massas de vegetação que se distinguem de longe pela sua côr amarelada; *Fissidens Barretoi* Luis. cresce abundantemente nos rochedos que ressumam a água, em muitos pontos da ilha; *Blindia maderensis*, que se julgava raríssima, é quási vulgar e geralmente abundante nos córregos da região montanhosa, secos de verão, mas inundados de inverno; *Neckera cephalonica* de que se conheciam sòmente duas localidades, encontra-se fàcilmente e com certa abundância nos bosques serranos; *Rhamphidium purpuratum* é quási vulgar em tôda a ilha; entretanto depois da sua descoberta por Johnston, no meado do século passado, foi colhido só por Fritze em duas localidades vizinhas. E poderia alongar muito mais esta enumeração.

Neste modestíssimo trabalho, desejaria fixar alguns dos traços característicos da flora briológica da Madeira.

A flora briológica da Madeira, como já fiz notar em outro trabalho, tem um caracter acentuadamente europeu; mais de 70 % das espécies conhecidas acham-se mais ou menos espalhadas pelo nosso continente. Um certo número são próprias das regiões mediterrâneas. Citarei, entre outras:

Fissidens Warnstorfii Fl.
Fissidens serrulatus Brid
Ditrichum subulatum (Bruch) Hpe.
Campylopus polytrichoides De Not.
Tortella flavovirens (Bruch) Broth.
Tortula Solmsii (Schp.) Limpr.
Tortula canescens (Bruch) Mont.
Tortula marginata (Br. eur.) Spruce
Crossidium squamigerum (Viv.) Sur.
Glyphomitrium nigricans (Kze) Mitt.
Campylostelium strictum Solms
Funaria mediterranea Lindl.
Epipterygium Tozeri (Grev.) Lindl.
Anomobryum juliforme Solms Laub.
Anacolia Webbii (Mont.) Schp.
Philonotis rigida Brid
Bartramia stricta Brid
Rhaphidostegium Welwitschii (Schp.) Gaeg.
Rhynchostegiella algiriana (Brid) Broth.

Entre as espécies mais vulgares na Madeira, ocupam o primeiro lugar a *Fissidens asplenioides* e *Trischostomum brachydontium*. Encontram-se em tôda a parte; adaptam-se a todos os meios; o primeiro contudo é sempre esteril. Merecem também uma menção como plantas muito espalhadas pela ilha tôda:

Dicranum scottianum var. *canariense* (Hpe.) Corb. Encontra-se em tôdas as regiões montanhosas d^e ilha, sobretudo sôbre os troncos e ramos pôdres, e frutifica abundantemente. Creio que é necessário referir a esta espécie o *Dicranum erythrodontium* de Hampe. Na planta madeirense o pedicelo apresenta-se constantemente mais pálido e os dentes do peristoma mais vermelhos que na planta europeia e bem merecia êste musgo o nome específico que lhe deu Hampe.

Campylopus polytrichoides é muito comum em tôda a ilha e de vez em quando encontra-se com esporogónios; mas êstes são sempre raros.

Leucobryum glaucum (L.). Está espalhada por tôda a

ilha e forma às vezes massas compactas de vegetação, como por exemplo no pinhal entre Santana e a Cova-da-Roda. Nunca o encontrei com frutificações.

Fissidens serrulatus Brid. Vulgar e freqüentemente frutificado.

Fissidens taxifolius (L.). Freqüente nos sítios muito húmidos.

Eucladium verticillatum (L.). Encontra-se em tôda a ilha e forma muitas vezes massa de vegetação espessas e extensas, nos rochedos onde assoma a água.

Rhamphidium purpuratum Mitt. Esta formosa espécie atlântica é bastante freqüente em tôda a ilha, sôbre o saibro e as aluviões húmidas, e freqüentemente frutifica.

Glyphomitrium polyphyllum (Dicks.) Mitt. Muito vulgar. É também vulgar, ainda que menos, o *Gl. nigricans* (Kze.) Mitt. Encontram-se às vezes exemplares de *Gl. polyphyllum* com pedicelos muito curtos e fôlhas muito pouco dentadas que parecem aproximar-se muito de *Gl. azoricum* Card.

Phacomitrium heterostichum (Hedw.) Brid. Muito vulgar.

Encontram-se também muitas vezes nas montanhas o *Rh. acicular* e *Rh. canescens* (Weiss) Brid.

Anoectangium angustifolium Mitt. e *Amphoridium curvipes* (C. M.) Jaeg. faltam raramente nos rochedos um pouco húmidos, onde formam céspedes compactas e extensas.

Ulota calvescens Wils. Forma em muitos pontos da região montanhosa pequenos tufos sôbre os ramos das urzes e de outros arbustos e árvores.

Haplodoncium Notarisii (Mitt.) Broth. Esta espécie, genuinamente atlântica, que cresce também nas Canárias, frutifica abundantemente em muitas localidades da região média e inferior, até à beira-mar, como por exemplo nos rochedos ao longo do caminho entre São Vicente e Boaventura.

Anomobryum juliforme Solms. Laub. Bastante comum em quási tôda a ilha.

Bryum capillare L. e a espécie vizinha *B. platyloma* Schwgr. estão também muito espalhados.

Bartramia stricta Brid. Vulgar.

Philonotis rigida Brid. Vulgar.

Leucodon canariensis Schwgr. que não é sempre fácil de distinguir do *L. Treleasei* (Card.) é freqüente e vive indiferentemente sôbre os rochedos, sôbre os muros e sôbre as árvores.

Myurium Hebridarum Schimp. e *Gollania Berthelotiana* (Mont.) Broth. a-pesar-de pertencer a famílias muito distantes uma da outra, apresentam aspectos muito semelhantes e contribuem não pouco para revestir os rochedos e os velhos troncos de um manto felpudo, por vezes de uma extraordinária abundância. O mesmo se diga de *Neckera intermedia* que não costuma faltar em nenhum bosque do interior da ilha. Os esporogónios de *Myrium Hebridarum* são ainda, salvo êrro, desconhecidos. Trouxe da Madeira vários exemplares com cápsulas bem desenvolvidas, descobertas por meu bom amigo, P.e José da Costa e que espero poder descrever em breve.

Thamnium alopecurum Br. eur. abunda na Madeira, como em Portugal e em idêntico *habitat*.

Pseudoscleropodium purum (L.) Fl. Vulgar.

Rhytiadelphus squarrosus (L.) Warnst. Cresce copiosamente em muitos pontos da região montanhosa.

Hypnum cupressiforme L. É comuníssimo na Madeira como em tantas outras regiões na Europa e fora da Europa. Apresenta formas e variedades numerosas.

Homalothecium sericeum (L.). Não falta em nenhuma parte, sôbre as árvores e os rochedos.

Eurhynchium Stockesii (Turn.). Oferece variadas formas.

Outras espécies pelo contrário parecem raríssimas; incluo na lista seguinte as espécies de que se conhecem na ilha apenas uma ou duas estações. Algumas foram descobertas recentemente; outras, citadas na Madeira há já muito tempo, não se tornaram a encontrar. É contudo necessário notar que algumas destas plantas são muito pequenas e fàcilmente fogem à vista; muitas crescem e frutificam no inverno e na primavera, desaparecendo de verão quási por completo.

Sphagnum obesum (Wils.)
Sphagnum auriculatum Schimp.
Sphagnum plumulosum Röll.
Sphagnum compactum (Roth.) D. C.

Os Esfagnos são raros na Madeira. É notável esta escassez, sobretudo na costa norte, onde a água jorra por tôda a parte. Das espécies apontadas, *Sph. auriculatum* é o único que cresce em abundância, mas só nas margens dos ribeiros, nas montanhas da Ribeira da Janela.

Andreaea alpestris (Thed.)
Fissidens Warnstorfii Fleisch.
Fissidens microstictus Dix. e Luis.
Fissidens Fritzei Geh.
Pleuridium subulatum (Hedw.)
Ditrichum subulatum (Bruch.) Hpe.
Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt.
Anisothecium rufescens (5 dicks.) Lindb.
Dicranella canariensis Bryhn
Dicranella varia (Hedw.) Schp.
Campylopdium leiotheca Dix. e Luis.
Campylopus azoricus Mitt.
Leptobarbula berica (De Not.) Schp.
Trichostomum littorale Mitt.
Didymodon tophaceus (Brid.) Jur.
Tortella flavovirens (Bruch.) Broth.
Tortella nitida (Ldb.) Broth.
Tortella cirrifolia (Mitt.) Broth.
Hyophila contorta (Kze.) Jaeg.
Barbula acuta (Brid.) Brid.
Barbula semilimbata Dix. e Luis.
Dialytrichia mucronata (Brid.) Limpr.
Pottia Starkeana (Hedw.) C. M.
Crossidium scamigerum (Viv.) Jur.
Aloina ericaefolia (Neck.) Kindb.
Tortula cuneifolia (Dcks.) Roth
Tortula Solmsii (Schp.) Limp.
Tortula marginata (Br. eur.) Spruce
Tortula Muelleri (Bruch) Wils.
Cinclidotus fontinaloides (Hedw.) Palis.
Rhacomitrium protensum A. Br.
Rhacomitrium lanuginosum Brid.
Physcomitrium piriforma (L.) Brid.
Funaria Fritzei Geh.

Funaria mediterranea Lindb.
Funaria convexa Spruce
Webera proligera (Lindb.) Kindb.
Webera maderensis Dix. et Luis.
Brachymenium philonotula (Hpe.) Broth.
Leptobryum piriforme (L.) Wils.
Bryum coenosum Luis.
Bryum serrulatum Card.
Mnium punctatum (L.) Hedw.
Bartramia pomiformis (L.) Hedw.
Campylostelium strictum Solms
Zygodon viridissimus (Dicks.) R. Br.
Orthotrichum diaphanum (Gmel.) Schrad.
Orthotrichum tenellum Bruch.
Orthotrichum Lyellii Hook.
Leptodon Smithii (Dicks.) Mohr
Leptodon longisetus Mont.
Isothecium myosuroides (L.) Brid.
Echinodium setigerum (Mitt.) Jaeg.
Daltonia splachnoides (Sw.) Hook. et Tayl.
Cyclidictyon latevirens (Hook.) et Tayl. Mitt.
Fabronia pusilla Raddi
Campylium serratum Card. et Wint.
Rhynchostegiella Teesdakei (Sm.) Limpr.
Brachythecium Cardoti Wint.

Merecem especial atenção algumas espécies que ligam a flora madeirense à de regiões longínquas e levantam, por isso mesmo, interessantes problemas de geografia botânica. Citarei algumas:

Fissidens asplenioides (Sw.) Hedw., um dos musgos mais vulgares da Madeira, liga a flora madeirense à das regiões tropicais. Esta espécie encontra-se com efeito largamente espalhada pela América do Sul, Indonésia, Austrália, Nova Zelandia e Tasmania e pelas regiões ocidentais da África, donde veio provàvelmente a povoar a Madeira, os Açores e as Canárias. Encontra-se na Madeira e nos Açores o *Fissidens atlanticus* Card. verdadeira miniatura de *F. asplenioides*, do qual difere ùnicamente pela estatura e de que forma, a meu ver, apenas uma variedade *minor*. A-pesar-de tão vulgar, *F. asplenoides* não chega a frutificar na Madeira.

Fissidens microstictus Dix. et Luis., descoberto e descrito recentemente, pertence a um grupo de *Fissidens* que se conhecia apenas na Etiópia e na Africa meridional.

Bryoxiphium norvegicum (Brid.) Mitt. foi encontrado também recentemente na Madeira, no vale da Ribeira do Inferno, acima de S. Vicente e só num pequeno espaço, onde forma céspedes espessos, bem desenvolvidos, mas sem frutificações. Ninguém podia esperar colhêr esta espécie boreal numa latitude tão baixa. *B. norvegicum* conhece-se, na Europa, só na Islândia, onde forma massas de vegetação sôbre os blocos de lavas; fora da Europa vem indicado na Coreia e nos Estados Unidos. Do género *Bryoxiphium*, o único da sua família, conhecem-se só três espécies.

Campylopdium leiotheca Dix. et Luis., que descobri na Madeira em 1934 e tornei a encontrar nos anos seguintes, ainda que sempre em pequena quantidade, representa, na Madeira, um género tropical de que se conheciam umas dez espécies. A espécie madeirense afasta-se de tôdas as demais pela sua cápsula lisa. Em 1936 descobri a planta masculina que não foi ainda descrita.

Weisia controversa Hedw. var. *gymnostoma* Dix. colhida no Pôrto Moniz. Esta variedade foi estabelecida recentemente, pelo Sr. Dixon, sôbre exemplares da Nova Zelândia.

Rhamphidium purpuratum Mitt., espécie atlântica bastante espalhada na Madeira, representa aqui um género tropical da América do Sul e Índias orientais.

Hyophila contorta (Kze.) Jaeg. é também o representante madeirense de um género quási exclusivamente tropical. Conhecem-se três espécies europeias das quais duas endémicas em Portugal.

Barbula semilimbata Dix. et Luis. descrita recentemente e encontrada até aqui na Madeira numa única localidade, ainda que em abundância é muito afim de uma espécie japónica *(B. laevifolia)*, e foi justamente a comparação com exemplares desta que se poude fixar a posição sistemática da nova espécie cujas frutificações são ainda desconhecidas.

Haplodontium Notarisii (Mitt.) Broth. é na Madeira

um representante da flora tropical sul-americana e africana. Frutifica com abundância em muitos pontos da ilha.

Brachymenium philonotula (Hpe.) Broth. é uma espécie malgaxe que Menezes descobriu na Madeira. Foi identificada com a planta de Madagascar pelo ilustre briólogo francês, Júlio Cardot.

Myurium Hebridarum Schimp., tão espalhada pela Madeira, onde chega a frutificar, se bem que raramente, tem a meu ver, como pátria os arquipélagos da Madeira, das Canárias e dos Açores, mas elegeu também domícilio nas Ilhas Hébridas a NW da Escócia, das quais tirou indevidamente o seu nome específico, mas onde só se conhece no estado estéril. É o único representante ocidental de um pequeno género que constitue por si só uma família e que conta além da nossa, apenas umas oito espécies, tôdas do Extremo Oriente.

Neckera cephalonica Jur., que não é tão rara na Madeira como a princípio se julgava, e que se encontra também nas Canárias, foi descoberta outrora pelo Dr. Unger, na ilha Jónia de Cefalónia. Creio que é esta a única localidade europeia conhecida.

Do género *Echinodium* conhecem-se umas dez espécies das quais quatro são atlânticas: *E. prolixum* (Mitt.) Broth. bastante comum na Madeira; *E. spinosum* (Mitt.) Jaeg. espalhada pelos três arquipélagos madeirense, açoriano e canariense; *E. setigerum* (Mitt.) Jaeg. com uma variedade *integrifolium* Luis. endémica na Madeira onde é aliás raríssima; *E. Renauldi* Card. da ilha do Pico, nos Açores. As outras seis são da Austrália e das ilhas que rodeiam êste continente.

A numerosa família das Hookeriáceas compõe-se quási ùnicamente de plantas das regiões quentes do globo. Uma contudo, sem ser comum, encontra-se bastante largamente espalhada pela Europa ocidental: é a *Hookeria lucens* (L.) Sm. que se encontra também aqui, acolá na Madeira; *Cyclodictyon laetevirens* Hook. et Tayl. é uma das plantas raras da Madeira: tenho belos exemplares do Montado dos Pessegueiros. Fora da Ilha é conhecida só na Irlanda e na Ilha de Fernando Pó. *Daltonia splachnoides* (Sm.) Hook.

et Tayl. já fôra encontrada na Madeira, ignoro quando e por quem, mas tinha ficado esquecida nos últimos trabalhos de conjunto publicados sôbre a flora briológica atlântica. Tive o prazer de a descobrir de novo no Chão das Feiteiras acima do Ribeiro Frio. Vem citada esta espécie na Irlanda, na ilha de Fernando Pó, no México e nas Antilhas. As sessenta e tantas espécies dêste género são quási tôdas exclusivamente tropicais.

E ainda à família Hookeriaceae que pertence outra planta interessante, não rara na Madeira, ainda que nunca verdadeiramente abundante e que se encontra igualmente nos Açores e nas Canárias: *Tetrastichium fontanum* (Mitt.) Card. freqüentemente reunido ao género tropical *Lepidopilum*. Cardot descreveu também um *T. virens* da ilha de S. Miguel, nos Açores, mas não passa certamente de uma variedade da espécie anterior. Brotherus não a menciona, provàvelmente porque não a considera como uma boa espécie.

Mencionarei por fim *Gollania Berthelotiana* (Mont.) Broth. característica das ilhas atlânticas e largamente espalhada pela Madeira tôda. Tôdas as demais espécies (umas doze) são plantas asiáticas, sobretudo da China e do Japão.

Comparando a flora briológica madeirense com a dos Açores e das Canárias, escrevi, há doze anos: «A flora briológica madeirense tem menos analogias do que se podia esperar com a flora dos Açores...; é bastante mais acentuado o parentesco... com a das Canárias.» Não modifiquei essencialmente o meu parecer; hoje, porém, à vista das últimas pesquizas feitas, sou de opinião que as diferenças entre as floras briológicas dos três arquipélagos se irão atenuando à medida que essas floras forem melhor estudadas (1). Assim é que *Pseudoleskeella Teneriffae* que, se julgava exclusiva das Canárias foi recentemente colhida na Madeira e nos Açores. *Homalothecium barbelloides* tida como endémica nas mesmas ilhas canárias cresce contudo

(1) Os nossos conhecimentos sôbre as Briófitas dos Açores são ainda muito deficientes. As pesquizas que dois briólogos afamados, os Srs. Dr. Pierre Allorge, de Paris e Dr. Herman Person, de Alingsas (Suécia) levaram a efeito nos meses de primavera e verão de 1937 fizeram certamente dar um passo de gigante à Brio-

com certa abundância em várias localidades da Madeira, onde até frutifica. Descobri igualmente na Madeira a *Alophophozia azorica* que se julgava própria dos Açores, etc.

Mencionarei, por fim, as espécies endémicas da Madeira, bem como as que são próprias dos arquipélagos atlânticos e que se encontram também na Madeira (1):

Fissidens Fritzei — Madeira.
Fissidens Barretoi — Madeira.
Fissidens microstictus — Madeira.
Fissidens atlanticus — Madeira, Açores.
Fissidens pallidicaulis var. **major** — Madeira.
Blindia madeirensis — Madeira, Açores.
Dicranella canariensis — Madeira, Canárias.
Dicranella varia, var. **madeirensis** — Madeira.
Campylopodium leiotheca — Madeira.
Campylopus flexuosus, var. **Menezianus** — Madeira.
Campylopus Dixoni — Madeira.
Campylopus azoricus — Madeira, Açores.
Campylopus polytrichoides, var. **flavescens** — Madeira.
Campylopus marginatulus — Madeira.
Anoectangium compactum, var. **madeirensis** — Madeira.
Anoectangium angustifolium — Madeira.
Eucladium verticillatum, var. **setaceum** — Madeira.
Rhamphidium purpuratum — Madeira, Açores.
Trichostomum crispulum, var. **madeirense** — Madeira.
Trischostomum brachydontium, var. nigro-viride — Madeira, Canárias.
Timmiella barbula, var. minor — Madeira, Canárias.
Tortella cirrifolia — Madeira, Canárias.
Hyophilla contorta — Madeira.
Barbula semilimbata — Madeira.
Tortula perlimbata — Madeira, Canárias.
Grimmia trichophylla, var. **subincurva** — Madeira.
Grimmia trichophylla, subsp. azorica — Madeira, Açores.
Funaria Fritzei — Madeira.
Haplodontium Notarisii - Madeira, Canárias.
Webera madeirensis — Madeira.
Webera proligera, var. **tenela** — Madeira.
Bryum coespiticium, var. atlanticum — Madeira, Açores, Canárias.
Bryum Teneriffae — Madeira, Canárias.

---

logia açoriana. Dois naturalistas açorianos: o Sr. Teotónio da Silveira e o P.e Ernesto Ferreira interessam-se também muito pelo estudo dos Musgos açorianos. Espera-se para breve uma flora briológica do Arquipélago dos Açores.

(1) As espécies conhecidas até aqui, só na Madeira, estão escritas em normando.

Bryum obovatum — Madeira.
Bryum serrulatum — Madeira.
Bryum coenosum — Madeira.
Mnium undulatum var. australe — Madeira, Canárias.
Pogonatum subaloides — Madeira, Canárias.
Alophosia azórica — Madeira, Canárias.
Leucodon canariensis — Madeira, Açores, Canárias.
Leucodon Troleasei — Madeira, Açores, Canárias.
Leucodon Treleasei, var. **latifolius** — Madeira.
Leptodon longisetus — Madeira, Canárias.
Nekera intermedia — Madeira, Açores, Canárias.
Homalia surrecta — Madeira.
Isothecium myosuroides, var. Bornmulleri — Madeira, Canárias.
Echinodium prolixum Madeira, Aoôres.
Echinodium setigerum — Madeira.
Echinodium setigerum, var. **integrifolium** — Madeira.
Tetrastichium fontanum — Madeira, Açores, Canárias.
Pseudoleskeella Teneriffae — Madeira, Canárias.
Amblystegium madeirense — Madeira.
Campylium serratum — Madeira.
Gollania Berthelotiana — Madeira, Açores, Canárias.
Hypnum pseudocupressiforme — Madeira, Canárias.
Hypnum cupressiforme, var. Lauri — Madeira, Canárias.
Plagyothecium argyrophyllum — Madeira.
Brachythecium Cardoti — Madeira.
Homalothecium seiceum, var. **subleve** — Madeira.
Homa othecium sericeum, var. **Mandoni** — Madeira.
Homalothecium barbelloides — Madeira, Canárias.
Brachythecium Cardoti — Madeira.
Oxyrrynchium pumilum, var. laxirete — Madeira, Canárias.
Rynchostegiella surrecta — Madeira.
Rhynchostegium Winteri — Madeira.

Segundo pois os nossos conhecimentos actuais, há 34 espécies ou variedades de musgos conhecidos até aqui só na Madeira; 6 espécies atlânticas que existem juntamente na Madeira e nos Açôres; 17 conhecidas na Madeira e nas Canárias e 5 comuns aos três arquipélagos.

NEW HOSTS FOR THE AECIDIAL STAGE OF UROMYCES GRAMINIS (Niessl) Diet.

By

BRANQUINHO D'OLIVEIRA, E. A. (LISB.), PH. D. (CANTAB.)
(Estação Agronómica Nacional - Lisboa)

INTRODUCTION

DURING the spring of 1935 plants of *Foeniculum vulgare* Mill. showing an Aecidium, were collected from the field. After microscopical observation the Aecidium could be identified with *Aecidium Foeniculi* Cast. (4,5) = *Aecidium Umbelliferarum* Boy & Jacz. (1).

The infected plants were found near Lisbon, between Parede and Cascais, and could be seen since February till July. The aecidia were very abundant on leaves, stems and buds of the *Foeniculum* plants.

There is no record in the literature of any relation having been established between *Aecidium Foeniculi* and any uredosporic and teleutosporic forms. An attempt was therefore made to inoculate several Gramineae with aecidiospores from this origin, in the hope of finding the alternate host or hosts for the sporophytic stage of this rust.

THE HOST FOR THE UREDOSPORIC STAGE

Several plants of the grasses belonging to the species that could be seen on the neighbourhood of the infected *Foeniculum* were collected and inoculated; healthy plants of *Foeniculum vulgare* obtained from a place where the *Aecidium* was not seen, were also inoculated. The following is the list of the plants tested:

Hordeum murinum, Hordeum maritima, Aegilops ovata, Brachypodium distachyon, Phalaris brachystachys, Bromus

macrostachys, Bromus madritensis, Poa pratensis, Dactylis glomerata and *Melica ciliata.*

Several varieties of cultivated cereals such as wheat, barley, oats and rye were also tried.

All the inoculated plants proved to be immune to this rust, with the exception of *Melica ciliata* which, some time after inoculation showed uredosporic pustules of one rust. On the inoculated leaves of *Dactylis glomerata* a certain amount of necrosis could be observed but nothing else.

When teleutosporic material was available on these inoculated plants of *Melica*, the rust was easily identified as *Uromyces graminis* (Nies.) Diet. (7) = *Capitularia graminis* Niel. (14), already found in Portugal by Dietel (7) and described by Lagerhein as *Uromyces Peckianus* Farlow (10).

The incubation period of the rust on *Melica ciliata*, when inoculated with aecidiospores, is 10 to 20 days, the period being longer during cold weather and shorter during the warm season. Inoculations on *Melica* carried out with uredospores, always proved to have an incubation period two or three days shorter than those carried out with the aecidiospores.

The macroscopic type of the uredosporic infection obtained by experimental inoculation is somewhat different from that observed on naturally infected plants. In the greenhouse the pustules are rather long, in lines, by the contact of several sori. On young leaves, chiefly during the spring, the period of sporulation is long enough and frequently lasts for more than one month. But as the leaves grow old the uredosporic pustules are more and more rare and the teleutosporic pustules become more abundant. When inoculation takes place on chlorotic or rather old plants, it often results on the production of teleutosporic pustules only. These appear about ten days later than the uredosporic pustules from inoculations made at the same time.

Poa sp. and *Arrhenaterum elatius* have also been described as hosts for the uredosporic stage of the rust [Oudemans (16) Saccardo 17, XVII & XXI]. This needs confirmation as, so far, it has not been possible to infect plants

of *Arrhenaterum elatius* and several species of *Poa* with the Portuguese material. As regards *Poa* there might have been some confusion, as some botanists have included *Melica ciliata* under the genus *Poa* when the material available had not fully developed ears.

Attemps were also made to inoculate other two species of *Melica, Melica altissima* and *Melica nutans* with uredosporic material of *Uromyces graminis.* So far all the results have been negative.

Ten different rusts have been described as parasitising the 73 species of *Melica* that are known all over the world. But *Uromyces graminis* has only been found on *Melica ciliata* in Europe. On the other hand, there are two other rusts described as parasitising this grass; they are: *Puccinia Heimerliana* Bubak, which is morphologically very different from *Uromyces graminis,* and *Puccinia Trebouxi* P. et H. Sydow (17, XXIII). This last rust although belonging to the genus *Puccinia* resembles *Uromyces graminis* very much on some of its characteres. For instance they both have teleutospores with very long stalks and very abundant mesospores with the apex incrassatis to 10 microns.

So far *Puccinia Trebouxi* has only been found in Russia and its aecidial stage is unknown. But it seemed interesting that a comparative inoculation test would be carried out with this rust and *Uromyces graminis* on several species of *Umbelliferae,* to see if any phylogenetic relationship could be established between the two.

REVIEW OF LITERATURE

Now, reviewing the literature concerned with this rust, it is learned that two investigators, Bubak (2 & 3) and Fischer (8 & 9) on the basis of experimental inoculations, have already demonstrated that *Aecidium Seselis* Nies. was related to *Uromyces graminis.* But, although Bubak was successful in producing aecidia on *Seseli glaucum* and *S. montanum* with his teleutosporic material, Fischer was unable to infect plants of *Seseli* and claims that he could

only produce the *Aecidium* on *Laserpitium Siler*. Neverthless Fischer points out that, both his uredospores and teleutospores on *Melica*, and the *Aecidia* he obtained on *Laserpitium* were entirely identical, under the morphological point of view, with Bubak's material.

Following his experimental work, Fischer divided *Uromyces graminis* into two forms: *Uromyces Seseli-graminis* and *Uromyces Laserpitii-graminis*. Sidow (18,II) reviewing the subject, after observing the teleutosporic material used by Fischer and by Bubak, also concludes that there is no morphological difference between them.

Considering the results of the present experiment it first appears that one more host has been found for the aecidial stage of *Uromyces graminis*. But then it seemed interesting to investigate with which of the two already described forms the present strain of the rust ought to be grouped. Besides, it might prove worth while, trying to find out how the rust would behave towards other genera of *Umbelliferae*.

HOSTS FOR THE AECIDIAL STAGE

Teleutosporic material was obtained in abundance from inoculations made on old leaves of *Melica ciliata* during March. Inoculations on seedlings of about 20 different genera of *Umbelliferae* were carried out during April, May and June 1935 and later, during the winter, spring and summer of 1936.

As it was seen afterwards, by experimental work, the teleutospores of this rust do not need any resting period; they are able to germinate immediately after their production and germination always takes place within 24 hours providing the leaves have been well soaked in water and are kept in a moist atmosphere.

The process of germination can easily be followed under the microscope by keeping a few hand-cut sections in a hanging drop, by means of a glass ring. It is, however, necessary to avoid the water to cover the teleutospores, or

else germination will be very irregular and sometimes a very long probasidium is formed whithout the production of any sporidia.

When good conditions are secured the teleutospores germinate very regularly from the beginning, producing a short probasidium, which often is curved. Abundant discharge of sporidia takes place during the following 48 hours.

If the leaves bearing the teleutospores are kept in Petri dishes over damp filter paper, and then inverted over glass slides, the discharged sporidia fall on the slides forming white stripes which are visible to the naked eye.

The results obtained with the experimental inoculations can be grouped in four types: *Apparent immunity* (showing no signs of infection), *Hypersensitiveness* (showing strong necrosis), *Congeniality* (hypertrophy on the part of the host and full development on the part of the rust) and an intermediate stage in which spermogonia are formed but the infected area becomes surrounded by a chlorotic or even necrotic ring and no aecidia are produced. Some species, as for instance *Conium maculatum*, show two different types of reaction, immunity or high sensitiveness during winter and susceptibility during the summer.

A full account of the experimental results can be seen on the Table.

Plants of *Seseli glaucum*, *Seseli montanum* and *Laserpitium Sileris* were not available for inoculation, but it seems clear from the results obtained that the host range for the aecidial stage of *Uromyces graminis* is very large. In the present experiment 15 species belonging to 12 different genera of *Umbelliferae* were successfully inoculated.

Now, considering the results of Fischer inoculations, his failure in producing the aecidial stage on plants of *Seseli* might be explained by admitting that there is more than one physiologic race of the rust, unless a deficient technique was used by Fischer.

But in any case there seems to be no justification for Fischer's nomenclature of the two sub-species of *Uromyces graminis* on the basis of the behaviour of its aecidial stage.

REACTION OF DIFFERENT SPECIES OF *UMBELLIFERAE* TO INOCULATION WITH SPORIDIA OF *UROMYCES GRAMINIS* (NIESSL) DIET.

Ammi Viznaga (L.) Lam.	Immune
Anthriscus silvestris (L.) Hoff.	do
Apium graveolens, y dulce (Mill.) D. C.	do
Apium nodiflorum (L.) Rchb.	do
Bupleurum subovatum Lk.	do
Eryngium campestre L.	do
Hippomarathrum pterochlaenum (D. C.) Bss.	do
Pimpinella Anisum L.	do
Ptychotis ammoides (Gou.) Koch	do
Smyrnium Olusatrum L.	do
Daucus Carota L..	Strong necrosis
Bupleurum paniculatum Brot.	*O* but not *I*; chrorosis and a necrotic ring
Oenanthe crocata L.	*O* but not *I*; chlorosis
Seseli sp.	*O* but not *I*
Conium maculatum L.	Apparently immune in winter, *O* and *I* in summer
Ammi majus L. *Apiifolium* (Hoffgg et Lk)	O & I
Carotus sp.	do
Coriandrum sativum L.	do
Crithmum maritimum L.	do
Daucus crinitus Desf.	do
Foeniculum vulgare Mill.	do
Foeniculum vulgare Mill., β *dulce* D. C.	do
Petroselinum hortense Hoff. (two varieties)	do
Ridolfia segetum (L.) Mor.	do
Scandix Pecten-Veneris L.	do
Seseli tortuosum L.	do
Torilis heterophylla Guss.	do
Torilis infesta (L.) Spreng	do
Torilis nodosa (L.) Gaertn	do

In spite of the great number of plants that could be experimentally inoculated with teleutosporic material of *Uromyces graminis*, in nature, the aecidial stage was only found on *Foeniculum vulgare* in Portugal. This plant is very abundant in this country, chiefly on non-cultivated land, and often in association with *Melica ciliata*.

Uromyces graminis is also very common in the country and during the early summer more or less all the leaves and stems of *Melica* can be seen heavily infected.

EXPERIMENTAL DEMONSTRATION OF HETEROTHALLISM

During the experimental inoculations with sporidia of *Uromyces graminis* on the different *Umbelliferae*, the first spermogonia were visible, under our greenhouse conditions, within 10 to 20 days after inoculation, according to the host and the season of the year. On detached leaves, under laboratory conditions, spermogonia are visible after 8 days. Aecidia were formed 10 days later under natural conditions on the living plant. However, if artificial nectarisation was performed, the aecidia were quicker to appear, usually being visible 6 to 7 days after the transferring of the spermatia has been done.

Several experiments were carried out, under insect proof conditions, following Craigie (6) and Newton and Johnson's (13) techniques, to determine the sexual behaviour of this rust. And it was found that *Uromyces graminis* is heterothallic.

Non-fertilized infections on *Foeniculum*, kept under insect-proof cellophane cylinders, were seen to produce nectar sometimes as long as the leaf lived and the environmental conditions were favourable. Thus, in some cases, it was possible to keep a haploid infection activ for 4 months and probably more.

There is no systemic invasion of the host plant and the aecidia have a period of activity which varies from a few weeks to some months. During summer, however, under dry conditions, the infected area does not enlarge

and there is no formation of new aecidia. On the other hand, if the plants were abundantly watered and kept in the shadow, new aecidia were formed on the margins of the infection. During this second period of activity no spermogonia were ever observed to be formed.

SUMMARY

1 — It is established that *Aecidium Foeniculi* Cast. = *Aecidium Umbelliferarum* Boy. & Jacz. is related to *Uromyces graminis* (Niel.) Diet. on *Melica ciliata* L.

2 — Fifteen species belonging to 12 different genera of *Umbelliferae* were successfully inoculated with sporidia of *Uromyces graminis.*

3 — *Uromyces graminis* is heterothallic.

ACKNOWLEDGEMENTS

The writer wishes to acknowledge his indebtedness to Prof. M. de Sousa da Camara for his kind interest during the course of the investigations; also to Prof. João de Carvalho e Vasconcelos who kindly identified some species of *Umbelliferae* and *Gramineae* and to Prof. Ruy Teles Palhinha, Director of the Botanic Garden, Lisbon, for supplying seed of several *Umbelliferae.*

LITERATURE

(1) BOYER, M. and JACZEWSKI, 1894. Mat. pour la Flore Mycolog. des environs de Montpellier. Ann. de l'Ecole Nat. d'Agr. de Mont., 22.

(2) BUBAK, F. 1904. Ann. Mycol. II, 361.

(3) —— 1906. Centrabl. f. Bact. II, Abt. Bd. XVI, 152.

(4) CASTAGNE, J. 1842. Observat. sur quelques plant. acotyl. de la famille des Uredinees I, 32.

(5) —— 1845. Catalogue des plantes de Marseille, 215.

(6) CRAIGIE, J. H. 1931. An experimental investigation of sex in the rust fungi. Phytop. 21:1001-1040.

(7) DIETEL, P. 1892. Mittheil d. Thuuring. Bot. Ver. Neue Folge, Heft II,18.

(8) FISCHER, Ed. 1904. Die Uredineen der Schweiz, 60 & 543.

(9) —— 1906. Centra bl. f. Bacter. II, Abt. Bd. XVII, 203.

(10) LAGERHEIM, G. 1890. Contrib. à la Flore Mycologi de Portugal. Bol. da Sociedade Broteriana VII, 132-133.

(11) —— 1899. Contrib. à la Flore Mycolog. des environs de Montpellier. Bull. de la Soc. Myc. de France, XV, 103.

(12) MAIRE, R. 1907. *Aecidium Laserpitii-Sileris.* Oesterr. Bot. Zeitschr LVII, 331.

(13) NEWTON, M. and JOHNSON, T. 1932. Studies in cereal diseases. VIII Specializ. and hybrid. of wheat stem rust, *Pucc. graminis tritici* in Canada. Can. Dept. Agric. Bull. 160, N. S.

(14) NIESSL. G. *Capitularia graminis.* Rabhenhorst, Fg. eur. N.° 1191.

(15) —— 1865. *Aecidium Seselis.* Verh. d. naturf. Ver. Brünn. 51.

(16) OUDEMANS, A. Enumeratio Systematica Fungorum.

1919 I *(Arrhenaterum elatius)* 780, *(Melica ciliata)* 844, (*Poa* sp.) 872.

1923 IV *(Foeniculum vulgare)* 242, *(Seseli glaucum)* 257, *(Laserpitium Siler)* 300.

(17) SACCARDO, P. A. Syll. Fung. Omn. Huc. Cognitorum.

1888 VII *(Aecidium Seselis* Niessl and *Aecidium Foeniculi* Cast. 793.

1895 XI *(Aecidium Umbelliferarum* Boy and Jacz.*)* 216.

1902 XVI *(Aecidium Foeniculi* Catt.*)* 348.

1905 XVII *(Uromyces graminis* (Niessl) Bubak*)* 470.

1912 XXI *(Uromyces Seseli,* Ed. Fischer*)* 556, *(Urom. Laserpitii-graminis Ed. Fisc.)* 556, *(Urom. graminis* (Niessl) Diet.*)* 587, *(Aec. Laserpitii-*Sileris Maire*)* 654.

1925 XXIII *(Puccinia Trebouxi)* 740.

(18) SYDOW, P. et H. Monographia Uredinearum.

1910 II Genus *Uromyces,* 331.

1924 IV Uredineae imperfectae, 153.

EXPLANATION OF PLATES

PLATE I

Experimental inoculations with sporidia of *Uromyces graminis* (Niess.) Diet. on *Foeniculum vulgare* Mill.

1 — Several infections, all the same age, some showing spermogonia (O), other aecidia (I).

2 — An old leaf of *Foeniculum* showing several aecidial pustules.

3 — Haploid infection one month old.

4 — Diploid infection one month old.

I
I
I
O
1
2
3
4

PLATE II

Experimental inoculations with sporidia of *Uromyces graminis* (Niels.) Diet. on several Umbelliferae hosts.

1 — Infections obtained on *Petroselinum hortense* Hoff.

2 — Infection obtained on *Daucus crinitus* Desf.

3 — Infection obtained on *Ammi majus* L., *Apiifolium* Hoff. et Lk.

4 — Infection obtained on *Coriandrum sativum* L.

1
2
3
4

SOME FUNGI FROM THE ATLANTIC ISLANDS AND THE PORTUGUESE COLONIES

by

MANUEL DE SOUSA DA CÂMARA

and

CARLOS GOMES DA LUZ

THE present contribution is a very small homage and thoroughly unworthy of the great and much regretted Botanist, Prof. L. W. Carrisso, to whose memory we owe deep respect and high admiration.

The mycological species here recorded belong, on its majority, to our colonial territories and have been chosen as a token of gratitude for Prof. Carrisso's valuable work on the Angola flora.

The only new species described is dedicated to Prof. L. W. Carrisso. We trust to be forgiven for dedicating to so great a worker such a small offering; but our intention is the best and if we had more, more we would offer.

UREDINALES (Brongn.) Diet.

Pucciniaceae Schröt

Hemileia coffeicola Maubl. et Rog. (?), *Nouv. Rouil. Caf. Camer.*, ap. *Bull Soc. Myc Fr.*, L. 1934), fasc. II, 193. c. icon.

Maculis nullis; soris uredosporiferis hypophyllis, pulverulentis; uredosporis in apice hypharum fasciculatim erumpentium ortis, irregularibus, ubique laevis vel aculeatis, hyalinis, 20-36 × 16-24 μ.

In pagina inferiore foliorum *Coffeae arabicae* L., in insula São Tomé (África, costa ocidental) octobri, 1936).

Obs. This fungus differs very much from the diagnosis of *H. vastatrix* Berk et Br. which seems to have been found on the same Island by Dr. Oskar Kaden (Relatório Anual, Secção de Fitopatologia, da Direcção dos Serviços de Agricultura, Govêrno da Colónia de S. Tomé e Principe, relativo ao ano de 1929, pág. 29); according to this mycologist the fungus does not cause any damages, being a benignous form.

Our specimens have the following characteristics:

1st — the leaves do not show any spots or discoloration, maintaining their natural green colour;

2nd — the uredospores are hypophylous and appear as a dirty white dust;

5rd — the uredospores are either completely smooth or completely verrucose.

After a large number of observations it appeared better to classify our material as *H. coffeicola* Maubl. et Rog. (?), although some differences have been noticed.

The chief reasons that lead us to adopt this classification were the absence of leaf spots and the closer resemblance of our uredospores with the description of Maublanc & Rogers. We wish to emphasize, however, that a great difference exists: in our case the uredospores are either entirely verrucose or entirely smooth, a character which is not commonly observed on the other species of *Hemileia*. *H. americana* Mass., *H. indica* Mass. and *H. juruensis* always have uredospores which are wholly verrucose but never smooth.

However, we do not dare to base a new species on this difference only, at least until we have seen more abundant material.

Together with this *Uredineae* we found a very interesting parasite, which we named *Paranectria carrissiana*. It would be interesting to investigate the influence of this parasite on the life of the *Pucciniaceae*.

A study made *in loco* of the *Hemiliea* of coffee seems

to be necessary. It is the only way of obtaining material in good conditions and also observe the teleutospores.

USTILAGINALES (Tul.) Sacc. et Trav.

Tilletiaceae Tul.

Tilletia horrida Takahashi, in Sacc. et Syd., Syll., XIV, 422; Clint., Ustil., ap. Nor. Amer. Fl. vol. VII, pt. I, 52.

In ovariis *Oryzae sativae* L., pr. Margão (Índia Portuguesa) leg. Silva Coelho, octobri 1936.

Obs: *Sporis plerumque orbicularibus, 24-27 × 22-27 μ., aculeis 2-3 μ. longis.*

PYRENIALES (Fr.) Sacc. et Trav.

Hypocreaceae De Not.

Paranectria carrissiana n. sp.

Peritheciis hypophyllis, superficialibus, subliberis numerosis, dense gregariis vel subcaespitosis membranaceis, molliusculis, astomis (ut videtur), epapillatis, orbicularibus, ochraceis, minutissimis, 120-180 μ. diam; ascis copiosis, fasciculatis, octosporis, aparaphysatis, plus minus cylindraceis vel subclavatis, rare ventricosis, in stipitem brevem angusti, sursum rotundatis deorsumque attenuatis, achrois, 50-70×11-13 μ.; sporidiis plerumque subdistichis, saepe aliquoties uniseriatis, interdum inordinatis, fusoideis, continuis et grosse pluriguttatis vel triseptatis, non constrictis, fine granulosis, raro didymis, utrinque acutiusculis, acuminatis unirostellatisque, hyalinis, 15-19×4,5-6,5 μ.; rostellis filiformibus plerumque curvulis, incoloribus, 3-7 μ.

In foliis *Coffeae arabicae* L., super *Hemileia coffeicola* Maubl. et Rog. (?), in insula São Tomé (África, costa ocidental) octobri, 1936.

Species clarissimo botanico Dr. Luiz Wittnich Carrisso florae lusitanicae et africanae cultori dicata.

SPHAEROPSIDALES (Lév.) Lind.

Sphaerioidaceae Sacc.

Coniothyrium coffeae A. Zimm., in Sacc. et D. Sacc., *Syll.*, XVIII, 310; Maubl. *Mal. Pl. Cult.* Pay Ch., 334.

In fructibus *Coffeae arabicae* L., in insula São Tomé (Canta Galo, Água Isé), julio, 1920.

Obs.; *Pycnidiis saepe papillatis, orbicularibus, globoso--depressis piriformibusque, minutis,* 78-150 μ.

Diplodina lycopersici Hollós, in Sacc. et Trott. *Syll.*, XXII, 1040; *Ascochyta lycopersici* Brun, in Grove, Sphaeropsid (Brit. St. and Leaf- Fg.).

In fructibus *Solani lycopersici* L., pr. Funchal (Ilha da Madeira), februario, 1936.

Obs.: *Pycnidiis primo diu tectis, dein erumpentibus plerumque gregariis vel interdum sparsis, subglobosis ellipsoideisve, excipulo tenui, atris, 130-200 × 115-170 μ.; sporophoris non visis; sporulis copiosissimis, plus minusve cylindraceis, rare subclavatis, rectis vel lenissime curvulis, utrinque rotundatis, biguttatis, medio uniseptatis, non vel vix constrictulis, nubilosis, hyalinis, 6,5-13 × 2-4 μ.*

MELANCONIALES (Crd.) Sacc. et Trav.

Melanconiaceae (Crd.) Sacc. et Trav.

Gloeosporium legenarium (Passer.) Sacc. et Roum; *Fg. Gall. Exsicc.*, ap. *Rev. Mycol.*, II, (1880), 201, not. 5, pl. IX, fig. 1; Sacc., *Syll.*, III, 719; Allesch., *Melancon.*, ap. Rabh. *Kryptog. — Fl.* VII, 469.

In epicarpio fructuum *Cucurbitae peponis* L., pr. Ponta Delgada (Açores), februario, 1936.

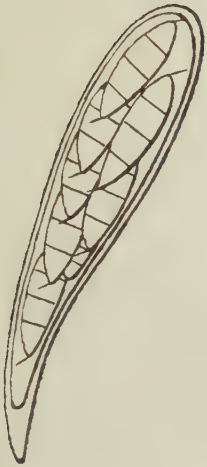


FIG. 2.

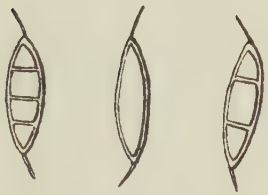


FIG. 4.

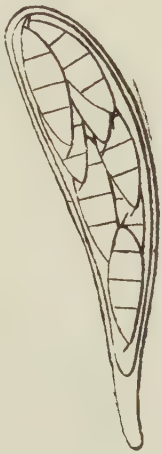


FIG. 3

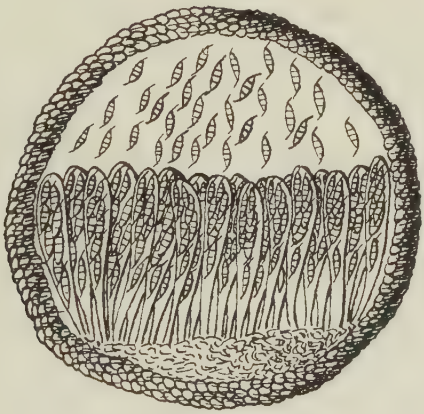


FIG. 1.

LA VÉGÉTATION DE L'ÎLE DE SAN-THOMÉ

par

AUG. CHEVALIER
(Professeur au Muséum national d'Histoire Naturelle de Paris)

NOUS avons consacré en 1905 environ deux mois (août-octobre) à l'exploration botanique et à l'étude de la végétation de l'Ile portugaise de San-Thomé. Nous y avons rassemblé environ 500 numéros d'herbier conservés au Muséum de Paris, et dont des doubles se trouvent à Coimbra, Kew, Berlin, Lyon, etc....

Le temps nous avait manqué jusqu'à ce jour pour coordonner nos notes et faire un exposé synthétique de nos observations (1). C'est cette lacune que nous nous proposons de combler aujourd'hui.

L'Ile de San-Thomé, située presque sous l'Equateur, en plein Atlantique, à environ 500 Km. à l'ouest de la Côte du Gabon, couvre une aire d'environ 1000 Km^2. Entièrement volcanique, de forme orbiculaire-elliptique, elle a 50 Km. de longueur du N. au S. sur 30 Km. de largeur de l'W. à l'E. Excessivement accidentée, semée de cônes volcaniques, dont le plus important le Pico s'élève à 2050 m., elle est parcourue par un nombre considérable de rivières qui rayonnent du centre vers la côte et qui coulent, pour la plupart, au moins aux hautes altitudes, dans de profonds ravins.

---

(1) Nos publications antérieures sur l'Ile de San-Thomé sont:

— L'Ile de San-Thomé. *La Géographie*, XIII, n.° 4, 15 avril 1906, p. 257-274, avec carte de nos itinéraires.

— Le Cacaoyer dans l'Ouest-africain (2e partie: le Cacaoyer à San-Thomé). *Végét. utiles Afrique trop. française*, IV, juin 1908.

— *Sudania*, 2e fasc., 1913, n.os 14.153 à 14.628.

Découverte par Pedro de Santarém et Pedro d'Escobar en 1470, elle était entièrement inhabitée. La nature y était alors à l'état complètement vierge, et l'on peut facilement imaginer sous quel aspect se présentait la végétation inviolée de cette petite île. Sur le littoral devait exister la Mangrove à *Rhizophora* et çà et là dans les estuaires le faciès à *Avicennia nitida*, puis des peuplements d'*Hernandia beninensis* et de *Pandanus*. Dans les baies sablonneuses vivaient des plantes halophiles basses comme *Ipomaea pes-caprae* et *Canavalia obtusifolia* DC., puis quelques Cypéracées.

La presque totalité de l'île était couverte par la grande forêt dense équatoriale (evergreen forest ou *obo*), de composition analogue à celle du Gabon, mais avec un nombre respectable d'endémiques. Cette forêt dense, aux essences innombrables, s'étendait depuis le niveau de la mer jusqu'au-dessus de 1000 m. d'altitude, avec une forêt aussi dense, mais plus humide aux altitudes supérieures. Dans les ravins et le long des rivières, ainsi que sur les escarpements rocheux des basses altitudes, devaient exister des associations spéciales aujourd'hui détruites ou très transformées. Au N. et au NE. de l'île, dans la région dite du Poto où la saison sèche se fait sentir de mai à septembre et où il tombe moins de un mètre d'eau par an, devait exister une forêt moins dense, avec des arbres à feuillage partiellement caduc (*deciduous forest* des forestiers de la Nigeria) vraisemblablement aussi quelques savanes arborées avec des *Borassus* et des *Parkia* comme arbres et de grandes Andropogonées comme *Rottboellia exaltata* ainsi que le *Pennisetum purpureum*.

Jamais cependant le feu de brousse n'avait brûlé ces savanes. Elles étaient exclusivement sous la dépendance des facteurs climatiques: la forêt progressait à la suite de plusieurs années consécutives humides; dans le cas contraire, c'était la savane qui gagnait du terrain. L'action des animaux était sans importance: l'île a toujours été très pauvre en vertébrés. Faune et flore constituaient donc un groupement harmonique très stable, en équilibre presque parfait.

L'intervention de l'homme allait modifier rapidement

cet équilibre. Presque aussitôt après la découverte de l'île des colons portugais vinrent s'y établir. En 1493 commença la colonisation méthodique faite à l'aide d'esclaves noirs amenés du continent africain. C'est à partir de 1522 que se répandit dans presque toute l'île la culture de la canne à sucre que l'on avait importée de Madère où elle avait prospéré pendant plus d'un siècle.

Pour cultiver la canne dans des conditions avantageuses, sans fumures organiques abondantes, il faut disposer de sols forestiers vierges, riches en humus. Il fallait donc détruire la forêt dense primitive pour mettre des plantations à la place. C'est que ce que l'on fit dès le début du XVI^{e} siècle. Par la hache et par le feu la végétation arborée fut anéantie sur presque tout le pourtour de l'île, principalement dans les petites plaines, aux environs des estuaires et sur les terrains de faible altitude. La végétation sur les collines et sur les montagnes basaltiques de l'intérieur fut respectée car ces sols accidentés ne se prêtaient pas à la culture de la Canne.

Au milieu du XVI^{e} siècle, on comptait dans l'île une population de plus de 50.000 habitants. On n'y cultiva pas seulement la canne à sucre, mais toutes les plantes vivrières nécessaires à la nourriture de cette population. Toutes ces plantes vivrières furent importées, la plupart d'Amérique équatoriale, les autres d'Afrique tropicale, un petit nombre d'Indo-Malaisie et du Pacifique. Un nombre restreint de plantes cultivées vinrent directement du Portugal et de Madère.

Nous reviendrons plus loin sur ces introductions de plantes cultivées qui ont modifié complètement la physionomie du couvert végétal de l'île.

Un siècle plus tard se produisit une transgression de la forêt et des savanes sur les sols précédemment défrichés.

L'invasion des Hollandais, les pillages des corsaires français et anglais avaient porté un coup terrible à la colonisation agricole. Les Portugais émigrèrent alors au Brésil en laissant leurs propriétés à l'abandon, et l'île livrée alors à une population d'anciens esclaves et de déportés tomba dans l'anarchie et se dépeupla. Quelques misérables petits

villages noirs avec des cultures vivrières très restreintes subsistèrent en quelques points. Les anciens lieux cultivés se couvrirent de friches avec des Graminées, des *Indigofera*, des buissons de Goyaviers, des îlots de Palmiers (*Elaeis* et *Borassus* dans le N.). Puis peu à peu la forêt secondaire s'implanta sur les terrains qui n'avaient pas été complètement dégradés par la culture.

Avec le début du XIX^{e} siècle se dessine une nouvelle prise de possession de l'île par les colons portugais, et c'est cette fois des Palmiers et des arbustes qu'ils vont multiplier. Le Cocotier est multiplié dans les estuaires, le Palmier *Elaeis* se répand dans toutes les parties basses de l'île. A partir de 1795 les premiers pieds de Caféiers apportés dit-on de Haute-Ethiopie, mais venus plus probablement du Brésil, se répandent et cette culture gagne des points situés au-dessus de 1000 m. d'altitude.

Vers 1860, les premiers Cacaoyers cultivés, importés de l'Etat de Bahia au Brésil, firent leur apparition à San-Thomé. Ils appartenaient à la race *Theobroma leiocarpa* Bern., et c'est cette race qui a continué à prospérer dans l'île ainsi que sur toute la côte occidentale d'Afrique.

En 1869, on ne comptait encore dans l'île que trois roças cultivant le Cacaoyer, mais dès 1874, il existait déjà 74 colons exportant du cacao.

Dès ce moment la culture du Cacaoyer prit une extension considérable. On l'étendit à tous les terrains situés au-dessous de 400 m. d'altitude où s'était conservé la forêt primitive. On défricha aussi bien les forêts secondaires reconstituées sur l'emplacement des anciens champs de canne que la ceinture et les îlots de forêt vierge conservés sur les terrains pierreux ou escarpés. De cette forêt primitive, on conserva seulement quelques gros arbres trop difficiles à abattre et qui devaient servir d'ombrage aux Cacaoyers: *Chlorophora excelsa*, *Ficus* sp., *Pycnanthus kombo*, *Ceiba Thonningii* A. Chev., etc... De même sur l'emplacement de la forêt secondaire, on conserva certains arbres fruitiers: Avocatiers, Manguiers, Kolatiers, Palmiers *Elaeis*, etc....

Quand nous avons visité l'île de San-Thomé, en 1905,

la partie couverte de plantations de Cacaoyers apparaissait encore comme un grand verger ombragé partout de hauts arbres dominant les *Theobroma*. Mais dès cette époque, les planteurs mal avisés commencèrent à couper une partie de ces grands arbres, persuadés qu'ils nuisaient à la plantation. Ce fut le point de départ de la décadence des Cacaoyères.

En 1905, San-Thomé avait exporté 23.000 tonnes de fèves de cacao; la petite île était alors le plus grand producteur de cacao du monde, son exportation dépassant celle de la Gold-Coast. En 1916 la production de San-Thomé en Cacao atteignit 35.000 tonnes. Ce fut le rendement le plus élevé atteint dans l'île. Dès cette époque la décadence des plantations était déjà commencée. La suppression des grands arbres d'ombrage eût pour résultat de hâter l'épuisement du sol dont l'humus non renouvelé se raréfia. Les cacaoyers vécurent dès lors dans des conditions précaires et furent envahis par de nombreux parasites: *Heliothrips rubrocinctus*, *Sahlbergella singularis*, *Helopeltis sp.*, etc. (cf. Henri Navel: Les principaux ennemis du Cacaoyer aux Iles de San-Thomé et Principe, Paris, 1921).

La dégradation de la plupart des anciennes plantations, d'après des renseignements qui nous sont parvenus, s'est beaucoup accentuée depuis cette époque, la brousse et la forêt secondaire sont de nouveau en transgression, mais la végétation primitive a encore reculé parce qu'on cherche à tirer parti des dernières réserves de sol forestier avec humus pour établir de nouvelles plantations. Est-il besoin d'ajouter qu'une dégradation analogue s'observe dans toutes les régions tropicales soumises à la colonisation européenne.

Les sols favorables à la culture du Cacaoyer faisant défaut on a cherché dans quelques roças à faire des plantations d'autres végétaux exploitables: Hévéas à caoutchouc, Palmiers *Elaeis*, Bananiers, mais ces plantes étant tout aussi exigeantes au point de vue de l'humus, il est peu probable que l'île de San-Thomé doive retrouver d'ici longtemps son ancienne prospérité agricole, celle que nous pûmes observer en 1905.

Désormais, il n'existe plus dans l'île qu'un quart à

peine de la superficie qui soit occupée par la végétation primitive, et ce quart est situé au-dessus de 500 m. d'altitude. La déclivité très grande du sol recouvert souvent d'éboulis de roches volcaniques, la chute abondante de pluie, la température rigoureuse pour les cultures équatoriales (sauf celle du Caféier et des Cinchona) n'en permet pas heureusement l'utilisation agricole. L'exploitation serait du reste très aléatoire et de courte durée. Le couvert forestier enlevé, l'érosion ne tarderait pas à faire disparaître le revêtement d'humus qui a permis à la forêt primitive de se maintenir malgré l'abondance des trombes d'eau et des brouillards.

Dans les pages suivantes, nous nous proposons de donner un aperçu de la végétation de San-Thomé telle qu'elle nous apparut en 1905.

Des cultures bien entretenues occupant toutes les basses altitudes jusqu'à 400 ou 500 m. au-dessus du niveau de la mer, il n'y avait pas de terrain inutilisé sauf dans le SE. On ne voyait pas de terrains en friches ni de forêts secondaires inutilisées. Toutefois il était parfois facile de reconstituer en partie celle-ci par la pensée grâce aux porte-ombres qui avaient été conservés. De nombreux petits témoins de la végétation forestière primitive avaient subsisté sur les mamelons; seules les plantes du sous-bois avaient pour la plupart disparu et pour les retrouver il fallait pénétrer dans la forêt inviolée située sur les escarpements ou dans la zone moyenne.

LES CULTURES DE BASSE ALTITUDE

La culture de beaucoup la plus importante était en 1905 et est encore aujourd'hui celle du Cacaoyer. Les 35.000 tonnes de cacao exportées en 1916 représentent la production de 70.000 Ha. pour S. Thomé et Principe, soit plus de 50 % de la superficie totale de San-Thomé plantée alors en Cacaoyers. En 1905, 90 % des plantes appartenaient à la race *Theobroma leiocarpa* Bern., 5 % à la race *T. sphaerocarpa* A. Chev. (toutes les deux importées du Brésil) et 5 % au vrai *T. cacao* L. (emend.) et à ses hybrides. Le *T. cacao*

(sensu stricto) était importé depuis peu d'années; il n'est pas resté pur et s'est copieusement hybridé avec les deux autres races. La plupart des plantations se situent au-dessous de 400 m. d'altitude; certaines montent pourtant jusqu'à 700 m. Les plantations de Cacaoyer devant subvenir aussi à la nourriture des 40.000 Noirs employés, on cultive en abondance, intermélangés aux *Theobroma*, des Bananiers et des Palmiers à huile, ceux-ci donnant l'huile nécessaire pour la préparation des aliments. Deux variétés sont particulièrement cultivées *Elaeis nigrescens communis* A. Chev. et *E. nigrescens macrocarpa* A. Chev. Les Bananiers appartiennent à trois ou quatre variétés de la sous-espèce *Musa paradisiaca* L. Çà et là s'observent aussi, dans les cacaoyères et surtout dans les jardins, des Bananiers à fruits sucrés *M. sapientum* L. et *M. nana* Lour.

De nombreuses espèces fruitières des régions tropicales: d'Amérique, d'Afrique et de l'Asie se voient aussi à travers les plantations et servent d'ombrage aux Cacaoyers. Ce sont principalement le Manguier *(Mangifera indica* L.*)*, l'Avocatier *(Persea gratissima* L.*)*, le Papayer *(Carica papayer)*, le Jambos *(Jambos vulgaris* DC.*)*, le Carambolier *(Averrhoa carambola* L.*)*, le Monbin *(Spondias Monbin* L.*)*, le Tamarinier *(Tamarindus indica* L.*)*, le Nsafou *(Pachylobus edulis)*, le Néré *(Parkia intermedia)*, les Kolatiers *(Cola acuminata* P. Beauv. et *C. Ballayi* Cornu*)*, la Pomme Cythère *(Spondias dulcis)*, le Caju *(Anacardium occidentale* L.*)*, l'Oranger amer *(Citrus maximum* Merrill*)*, le Corosolier *(Annona muricata* L.*)*, le Jacquier *(Artocarpus integrifolia)*, l'Arbre à pain séminifère *(Artocarpus incisa seminifera)*.

La plupart de ces arbres et arbustes croissent au petit bonheur à travers les plantations et s'ensemencent d'eux-mêmes. L'Ananas *(Ananassa sativa)* se rencontre aussi complètement naturalisé à travers les cacaoyères. Sur leurs lisières on observe souvent, formant de véritables fourrés avec l'apparence de plantes spontanées, mais sans nul doute introduites: *Citrus aurantifolia* Swingle et *Psidium Guyava* L.

A travers les plantations ou dans des jardins particuliers on cultive encore des plantes vivrières, le Manioc

(Manihot utilissima), la Patate *(Ipomaea Batatas)*, les Malonga *(Xanthosoma)*, la Colocase *(Colocasia antiquorum)*, puis des condiments: Piments *(Capsicum)* et *Solanum's* de diverses sortes.

Quelques arbres et arbustes d'ornement se rencontrent aussi à travers les plantations et y sont naturalisés: *Poinciana regia (= Delonia regia)*, *Caesalpinia pulcherrima* Sw., *Melia Azedarach* L., *Duranta Plumieri*, *Clerodendron Thompsoni*, *Bougainvillea spectabilis* Willd., *Codiacum variegatum* Bl., *Bixa orellana*, *Graptophyllum hortense* Nees, *Jasminum mauritianum* Baj., *Lantana camara* L. qui se répand de plus en plus dans les lieux vagues. Enfin çà et là quelques Euphorbes cactiformes. Quant aux plantes rudérales et aux végétaux de friches, ce sont pour la plupart les mêmes espèces que sur le continent, en Afrique tropicale. Il est cependant intéressant de noter la présence de quelques espèces spéciales qui ont été importées d'Amérique et se sont répandues aux moyennes altitudes: *Eryngium foetidum* L., *Hydrocotyle moschata*, *Mirabilis Jalapa* L., *Caladium bicolor* Vent. *Cestrum vespertinum* L.

Quelques espèces naturalisées à Monte-Café (700 m. d'altitude) sont venues d'Europe: *Plantago lanceolata* L., *Solanum nigrum* L., *Cardamine hirsuta* L., *Senebiera coronopus*, *Asclepias curassavica*, *Brassica* sp., *Stellaria media*; *Oxalis cernua* Thunb. de l'Afrique du sud se rencontre çà et là.

Quelques espèces de la flore primitive ont subsisté dans les plantations, par exemple *Euphorbia cervicornu* Bn., commun aux environs de la ville de San-Thomé à travers les jardins de caféiers.

Il est sans doute intéressant de noter la rareté des Graminées dans toute l'île, d'où la difficulté de se procurer du fourrage pour nourrir les troupeaux entretenus sur certaines plantations. Les seules Graminées que nous ayons observées assez fréquemment sont: *Rottboellia exaltata* L. f., *Imperata cylindrica* L., *Hyparrhenia rufa* Stapf, *Panicum maximum* Jacq., *Setaria Chevalieri* Stapf, *Oplimenus hirtellus* P. B. et *O. Burmannii* P. B., *Beckeropsis uniseta*,

Pennisetum purpureum Schum. et Thon., *Paspalum scrobiculatum, Isachne mauritiana* Kunth.

La culture de San-Thomé qui vient immédiatement après celle du Cacaoyer, par ordre d'importance, est celle du Caféier. Elle remonte à près de 150 années et elle atteignit son apogée vers 1859, époque à laquelle l'île exporta de 1.500 à 2.000 tonnes de café. La plante cultivée est une variété de *Coffea arabica* L. rappelant le *Bourbon* du Brésil. Il nous a semblé presque exempt de maladies. *Hemileia vastatrix* notamment est inconnu.

Dans l'île la culture réussit depuis le niveau de la mer (il existe de beaux jardins de Caféiers près du Port de San-Thomé) jusqu'à 1000 m. et probablement il vivrait au-dessus s'il y avait des terrains cultivables. Quand nous avons visité l'île, cette culture était faite sans grands soins. L'ombrage était fourni par des arbres de la forêt qui avaient été réservées lors du défrichement et par des arbres fruitiers plantés ou s'ensemençant d'eux-mêmes à travers les plantations comme dans les cacaoyères.

Enfin les champs de canne à sucre couvraient encore quelques milliers d'Ha. Ce fut longtemps la richesse principale de cette île. C'est cette culture qui a entrainé autrefois des défrichements les plus intenses. Les terrains en friches avec plantes herbacées rudérales et postculturales représentent sans doute l'emplacement d'anciennes plantations de cannes dont le sol est aujourd'hui épuisé. En 1905, on se préoccupait beaucoup de développer à San-Thomé la culture des plantes à caoutchouc; on avait essayé tour à tour: *Manihot Glaziowii, Hevea brasiliensis, Castilloa elastica, Ficus elastica, Landolphia Dawei.* Toutefois on ne dépassa pas le stade des essais et ceux-ci ne donnèrent pas de résultats pratiques. Il doit subsister encore çà et là, à travers les jachères, surtout aux basses altitudes, quelques exemplaires de ces plantes.

L'ÉTAGE MOYEN ET SA FORÊT PRIMAIRE

Dans la partie E. et N. de l'île, la forêt primaire n'occupe plus qu'une étroite bande autour du Pic entre

500 et 1000 m. Par endroits même, il faut s'élever au-dessus de 800 m. pour trouver la forêt encore intacte ou une forêt plus ou moins mutilée passant par places à la forêt secondaire (1). Toutefois, même dans la région du Poto, au NE. de l'île, on voyait encore sur certains petits mamelons ou sur certaines collines recailleuses, au-dessous de 400 m. de petits îlots de forêts. Dans cette région où les pluies annuelles sont inférieures à 1,50 m. cette forêt appartenait au type «deciduous forest». Au contraire dans l'intérieur de l'île, au-dessus de 500 m., où il pleut presque toute l'année la forêt primitive et la forêt primaire dégradée sont du type «evergreen forest». Dans le SE. de l'île, à São-Miguel et Monte-Rosa, puis dans le S. sur la concession de Porto-Alegre, régions très pluvieuses, l'*evergreen forest* venait encore mourrir par places au bord de la mer, mais elle n'était conservée que par rares îlots, dans les lieux trop accidentés et trop pierreux.

Les arbres qui constituent le fond du peuplement ligneux de la forêt dense primitive, sont pour la plupart ceux que l'on observe sous la même latitude sur le continent africain. Quelques-uns cependant comme *Aucoumea Klaineana* si caractéristique de la forêt gabonaise, font défaut. Les essences ligneuses les plus importantes que nous avons notées dans la forêt de San-Thomé sont: *Ceiba Thonningii* A. Chev., *Symphonia gabonensis* Vesque, *Monodora myristica*, *Blighia sapida*, *Santiriopsis balsamifera* Engler, *Zanthoxylum macrophyllum* Oliv., *Funtumia africana* Stapf, *Alstenia congensis* Engler, *Carapa Goge* A. Chev. (affin. *C. procera* DC.), *Ficus Vogelii*, *F. Mokusso* Welw., *Chlorophora excelsa* Benth. et Hook., *Antiaris africana* Engler, *Treculia africana* Dcne., *Myrianthus sp.*, *Pseudospondia*

(1) Les observations que nous rapportons remontent à 1905. Depuis 30 ans la forêt primaire a dû encore reculer, ou tout au moins être dévastée sur son pourtour. De même les petites réserves de forêt que l'on observait encore en 1905 sur certains mamelons, même dans les plantations de Cacaoyers, au-dessus de 400 m. d'altitude ont dû disparaître depuis longtemps. Dès 1921 H. NAVEL signalait que depuis quelques années on avait supprimé les îlots de forêt se trouvant sur les crêtes des collines et il attribuait à cette suppression la décadence des plantations de Cacaoyers.

microcarpa Engler, *Cola Ballayi* Cornu, *C. acuminata* P. B., *C. sphaerocarpa* A. Chev., *Sterculia sp.*, *Ricinodendron africanum*, *Malacantha sp.*, *Chrysophyllum albidum* Don, *Sideroxylon densiflorum* Baker, *Pachystela sp.*, *Mimusops lacera*, *Markhamia tomentosa*, *Spathodea campanulata*, *Dracaena elliptica*, *D. arborea*, *Canarium Schweinfurthii* Engler, *Pycnanthus kombo*, *Vitex sp.*, *Parinarium sp.*, *Uapaca sp.*.

Comme arbustes vivant dans les sous-bois ou sur les lisières, il nous faut citer: *Claoxylon Preussii* Pax, *Hasskarlia didymostemon* Bn., *Conopharyngia pachysiphon* Stapf, *Voacanga africana* Stapf, *Milletia Barteri* Dunn, *Dialium guineense*, *Lonchocarpus sericeus*, *Grumilea macrocarpa* Hiern., *Urophyllum insulare* Hiern., *Oxyanthus speciosus* DC., *Cephaelis spathacea* Hiern., *Lasianthus africanus* Hiern., *Belonophora sp.*, *Randia pollens*, *Dactylopetalum Mannii*, *Turraea grandiflora*, *Leea tinctoria*, *Brillantaisia Vegeliana* Benth., *Glyphaea grewioides* Hook. f., *Paulowilhelmia nobilis* Clarke, *Brachystephanus occidentalis* Lindau, *Clerodendron silveanum* Henriques, *Premna microsiphon* Baker, *Harongana madagascariensis* Lamk., *Vernonia senegalensis*, *Newbouldia laevis*, etc...

Dans les sous-bois humides quelques Zingibéracées se font remarquer par leur grande taille: *Costus giganteus* Welw. ex Ridley, *Palisota laxiflora* Clarke, *Renealmia grandiflora* Baker, *Aframomum Sceptrum* K. Schum.

De nombreuses espèces de Begonia vivent dans les parties demi-obscures de la forêt (plantes sciophiles), sur la terre humide, sur les troncs d'arbres pourris, sur les rochers suintants. Citons comme espèces observées, *Begonia ampla* Hook. f., *B. baccata* Hook. f., *B. quintasii* Henriques, *B. monterosae* A. Chev.

Les Orchidées et les Fougères épiphytes, les Melastomacées sont nombreuses. Par contre nous avons remarqué la rareté (ou même l'absence) des Loranthus parasites sur les arbres de la forêt. Il faut noter aussi la rareté des Graminées dans le sous-bois de la forêt primitive ombrophile. Les Palmiers lianes (*Calamus*, *Ancistrophyllum* etc...)

nous ont paru faire défaut dans la forêt de San-Thomé, alors qu'ils sont communs au Gabon.

Notons aussi une belle Amaryllidacée vivant dans les clairières marécageuses *Crinum giganteum* Andr.

L'ÉTAGE SUPÉRIEUR

Il s'étend de 1000 à 1800 m. Nous ne connaissons de cet étage que l'itinéraire que nous avons suivi pour atteindre le sommet du Pic par San-Pedro (1150 m.), Lagoa Amélia (1450 m.), Pico Calvário (1580 m.) enfin le sommet du Pic (2050 m.). Quelques autres sommets seraient à explorer: le Pic Santa Maria (1710 m.), Ana de Chaves (1650 m.), Kabombey (1400 m.), Pico Formoso, Cruzeiro, Morro Lemba, etc....

La végétation est en grande partie celle de la forêt de l'étage moyen. Les essences sont encore nombreuses et intermélangées, mais elles sont de petite taille, sauf dans les ravins abrités. Une diminution progressive des espèces ligneuses de grande taille s'opère au fur et à mesure qu'on s'élève, une partie des arbustes des crêtes (mais pas tous!) se mélange aux essences qui ont persisté. Une mince couche d'humus noir recouvre les roches (basaltes, phonolites et laves). Le sol est presque partout en pente abrupte. Il est très humide, car l'étage est souvent environné de brouillard épais qui se condense tous les jours; en outre des pluies tombent fréquemment en rafales. Il n'existe aucune donnée pluviométrique, mais il n'est pas douteux que les pluies annuelles dépassent 3 ou 4 m., et ce chiffre est probablement dépassé aussi sur les versants exposés à l'W.; quant à la température elle ne dépasse pas 10 à 12°, quand elle est de 28 à 30° C. dans la zone inférieure chaude. Les vents soufflent souvent avec violence. Au fur et à mesure qu'on s'élève, les arbres sont frappés de nanisme. Il faut noter aussi la pauvreté de la lumière: un brouillard épais enveloppe la forêt et il est rare que le soleil baigne la végétation.

Au-dessus de 1500 m. d'altitude, rares sont les arbres qui s'élèvent à plus de 8 ou 10 m. de hauteur. Leurs bran-

ches portent de longues chevelures de lichens; leurs troncs sont environnés de mousses gorgées d'eau. Une Utriculaire (*Utricularia bryophila* Ridl.) vit même dans ce milieu très hygrophile. Les épiphytes (Orchidées, *Peperomia*, lycopodes, etc....) sont assez nombreux. Le *Cissus ibuensis* Hook. f. et *Leea tinctoria* montent presque au haut du Pic. L'humidité accumulée sur le sol, retenue par le tissu gonflé du tapis végétal facilite le développement des mousses, fougères, lycopodes, pipéracées, scitaminées, orchidées terrestres. Ces plantes vivent sur un feutrage de racines gonflées d'eau. Dans les ravins des fougères arborescentes (*Cyathea, Marattia*) étalent leurs frondes élégantes. Sur les troncs ou sur le sol, on observe les Fougères suivantes:

Polypodium lycopodioides, P. Wildenowii Bory, *P. astrosorum* Christ, *P. irioides* Lamk., *Aspidium nigrescens* Mett., *A. coadunatum* var. *divaricata* Christ, *A. oligodantum* Desv., *Nephrodium pallidivenium, Nephrolepis exaltata, N. acuta* Presl., *Gleichenia linearis, Lonchitis pubescens* Willd., *Pteridium aquilinum, Diplazium Welwitschii* Hook., *D. proliferum* Black., *Elaphoglossum Chevalieri* Christ, *Odontosora chinensis* L., *Asplenium angolense* Bak., *A. serra* Lang, *A. dimidiatum* Sw., *Trichomanes reptans, Hymenophyllum ciliatum* Sw., *H. polyanthos* Sw., *Ophioglossum reticulatum* L.

Puis des Lycopodiacées: *Selaginella sp., Lycopodium Phelgmaria* (sur les troncs), *L. cernuum* L.

Les petites orchidées terrestres ou épiphytes sont assez nombreuses. Enfin d'assez nombreux *Begonia* de faible taille émaillent aussi le sol.

A l'étage supérieur, l'influence de l'homme est peu marquée. Cependant depuis 1200 m. jusqu'au sommet du Pic, on a planté par taches, à travers la forêt en défrichant plus ou moins celle-ci, diverses espèces de Cinchona (*C. succirubra, C. calisaya, C. Ledgeriana, C. Josephiana*). Le *C. succirubra* s'est complètement naturalisé et il s'ensemence de lui-même partout où existent des vides et un peu d'humus.

L'étage supérieur est complètement inhabité. Autrefois y ont vécu des esclaves enfuis des plantations. Sur l'empla-

cement des campements qu'ils ont occupés, on trouve encore des plantes potagères naturalisées: *Rumex abyssinicus, Momordica Charantia, Cyphomandra betacea, Phytolacca dodecandra, Amaranthus sp.* et des plantes médicinales: *Bryophyllum calycinum* etc... Les friches à *Passiflora foetida* à *Harongana madagascariensis* et à *Mikania scandens* ne s'observent qu'à la partie inférieure de l'étage.

LES CRÊTES DE L'ÉTAGE SUPÉRIEUR

L'orsqu'on gravit le Pic, la vraie forêt basse cesse vers 1930 m. d'altitude, c'est-à-dire 100 m. en hauteur avant d'arriver au sommet. C'est sur cette bande étroite d'une centaine de mètres en altitude que s'observent les végétaux qui nous ont paru particuliers à la crête. La végétation basse qui tapisse le sol est formée de mousses puis d'un épais gazon de *Panicum brevifolium* L., et *P. uncinatum* Raddi (= *Pseudochinolaena polystachya* Stapf). Il s'y mêle un petit bambou nain (*Guaduella* ou *Arundinaria?*) que nous n'avons malheureusement pas rapporté. On observe encore sur la terrasse culminante: *Carex leptocladus* Clarke, *Alchemilla tenuicaulis* Hook. f. (= *A. Chevalieri* De Wild.), *Helychrysum foetidum* Moench. Parmi les mousses croît un *Pereromia* à petites feuilles rondes, légèrement échancrées au sommet, d'une teinte jaune et un petit Begonia sans fleurs, à tiges grêles, longues, rampantes dans les mousses, qui est commun sur le sol et les troncs depuis 1500 m. d'altitude.

Comme arbres ou arbustes citons les plus remarquables: *Podocarpus Mannii* Hook. f. (Pinheiro de S. Thomé), petit arbre de 5 à 15 m. Il fructifie abondamment et des germinations s'observent en contre-bas, vers 1800 m.

Philippia thomensis Henriques (Bruyère de San-Thomé) en buissons de $0^m,50$ à $2^m,50$ de haut.

Eugenia sp. (Lesou do Pico), petit arbuste de $0^m,80$ à 2 m. dehaut, rameux dès la base, à feuille de myrte.

Plusieurs Rubiacées endémiques: *Urophylum insulare* Hiern., *Craterispermum montanum* Hiern., *Pavetta monti-*

cola Hiern., *Psychotria monticola* Hiern., *Grumilia macrocarpa* Hiern.

Une Araliacée (à sept folioles coriaces petiolulées) formant un petit arbre de 5 m. à 15 m. de haut et qui vit depuis la cote 1500 m. jusqu'au sommet du Pic. C'est sans doute un *Schefflera* ou *Heptapleurum*, dont plusieurs espèces existent au Mont Cameroun et au Pic de Fernando-Pó. Citons encore deux Myrsinacées: *Afrardisia cymosa* Mez. et *Raponea neurophylla* Mez. Notons enfin une Hypéricinée buissonnante sans fleurs (probablement *Hypericum lanceolatum* Lamk.).

Les arbustes et petits arbres sur la crête sont tout aussi nombreux et serrés que dans les parties plus basses, mais exposés constamment aux vents violents, aux rafales de pluies, ils ont un aspect rabougri spécial. Ils s'élèvent en général à 5 à 8 m. seulement. De tous leurs rameax pendent de longues franges de mousses et de lichens. Les conditions de la végétation sont mauvaises; beaucoup de branches meurent prématurément et se brisent sous l'action du vent. Le poids des mousses et des lichens supportés par les branches entraine facilement la chute. Aussi le sol est-il jonché de branches tombées, couvertes de grosses touffes de mousses et de draperies d'*Usnea* qui ont jusqu'à 1 m. de longueur. Les troncs des arbres et arbustes, dont les plus gros ont au plus la grosseur du bras, sont aussi entourés de mousses et de lichens formant parfois d'épais coussinets plus gros que la tête. Il s'y mêle 4 ou 5 espèces de Fougères ainsi que le *Peperomia* et le *Begonia* dont nous avons déjà parlé.

Deux espèces de *Cinchona* ont été plantées par places sur cette crête, mais ils disparaissent complètement sous les lichens et sous les mousses et malgré leur âge (ils ont plus de 10 ans), ils ne s'élèvent qu'à 2,^{m}50 m. ou 3 m. de hauteur.

Il eut sans doute été intéressant d'explorer les parois quasi verticales de certains rochers basaltiques. Ils nous ont paru pour la plupart hors d'atteinte. Certains doivent pourtant héberger des plantes spéciales dans les fentes ou sur les petites terrasses couvertes d'une légère couche

d'humus qui se maintient grâce à la végétation cryptogamique.

Malgré les diverses explorations botaniques qui se sont poursuivies sur ces pentes, depuis la première ascension du Pic par Gustave Mann, vers 1854, il reste encore sans doute de nombreuses espèces à découvrir dans les parties montagneuses de l'île de San-Thomé et beaucoup d'observations écologiques intéressantes à faire, mais il faut se presser, car dans cette île comme dans tous les autres pays tropicaux l'homme anéantit rapidement la végétation primitive. Dèjá dans les parties basses, les plantes adventices tendent à se substituer à la végétation autochtone.

NOTA PRÉVIA SÔBRE O EMPRÊGO DO ÁCIDO β-INDOLYL ACÉTICO NO ENRAÌZAMENTO DAS ESTACAS DA LARANJEIRA AZÊDA

por

CARLOS REBELLO MARQUES DE ALMEIDA
(Da Estação Agronómica Nacional)

DESDE 1882, época em que foi proposta por SACHS a hipótese das «substâncias formadoras das raizes», admite-se que existam substâncias capazes de estimularem o enraìzamento; porém só recentemente VAN DER LEK (1925 e 1934) demonstrou que os gomos e as fôlhas promovem a formação de raizes nas estacas, e deixou antever, pelos seus ensaios, que havia outros elementos que estimulavam o enraìzamento.

Mais tarde, F. W. WENT (1929) conseguiu extrair das fôlhas primordiais da cevada germinada uma substância não específica e termoestável capaz de, quando aplicada às estacas, favorecer a formação de novas raizes, substância esta, a que em 1934 chamou «Rizocalina».

Entre 1930 e 1933 BOUILLENNE, BOUILLENNE e F. WENT e F. A. F. C. WENT estudaram em várias plantas os efeitos das substâncias promotoras do enraìzamento.

Depois, LAIBACH, MÜLLER, SÄCFER (1934) demonstraram que o extracto de urina humana é capaz de provocar efeitos semelhantes ao da substância isolada por WENT.

Em 1935 LAIBACH e FISCHNICH obtiveram resultados similares empregando o ácido 3-indol acético.

De então para cá as substâncias promotoras do enraìzamento têm sido intensamente estudadas por KÖGL, THIMMAN, WENT, KOEPFLI, MÜLLER, LAIBACH e FISCHNICH e muitos outros, quer no campo da investigação pura, quer na industrialização dos processos de síntese.

Aos investigadores do Boysen Thompson Institute e em especial a ZIMMERMAN, HITCHOCOCH e CROCKER muito se

deve, tanto pelos estudos com que têm contribuido para o avanço desta ciência como pelo aproveitamento prático que tem sabido tirar dos seus trabalhos.

É, porém, só em 1936 que HITCHOCOCK e ZIMMERMAN estabeleceram a técnica prática que ainda hoje se adopta.

Hoje é considerável o número de substâncias conhecidas como promotoras do enraizamento, tendo já Imperial Chemical Industries Ltd. conseguido obter um produto que, pelo seu preço e facilidade de manejo, satisfaz aos requisitos exigidos pela prática.

O número de espécies em que os efeitos das auxinas têm sido estudados é muito elevado; mas as experiências têm sido efectuadas principalmente com plantas cujo enraízamento não é pràticamente impossível de realizar pelos métodos correntes.

Só ùltimamente COOPER, TINCKER, PEARSE e GARNER, VAN DER LEK e KRIJTHE têm encarado a possibilidade de aproveitar as auxinas na estalonização dos porta-enxertos das espécies arborícolas renitentes à propagação vegetativa.

Neste campo há a realizar uma obra imensa cuja utilidade prática é desnecessário encarecer, afim de que num futuro próximo se possa rever o problema dos porta-enxertos e, em especial, os adaptáveis às condições agroclimatéricas do nosso País.

Apesar da laranjeira azêda ser uma das espécies em que a propagação vegetativa apresenta maior interêsse, ainda não se fez êste estudo em virtude, provàvelmente, das suas dificuldades práticas.

H. HUME ao estudar os porta-enxertos diz: «No problem in citrus fruit culture is more worthy of pain-staking from all angles to soil an cion, their disease resistence, and their influence on crop production». Porém, tal problema só poderá ser resolvido quando se garantir a constituïção de clones genèticamente idênticos, uniformes nas suas qualidades e defeitos.

Em resumo, a propagação vegetativa apresentou-se durante anos como a solução do problema, que todavia era pràticamente impossível atingir em virtude das dificuldades

que as plantas desta espécie apresentam para emitir raízes de estaca.

Foi no sentido de resolvermos êste assunto que orientamos o nosso trabalho.

Como o ácido β-indolyl acético é difìcilmente solúvel em água tivemos de dissolvê-lo numas gôtas de álcool de 95° a adicionar depois a quantidade de água necessária para atingir a diluição desejada.

Segundo afirma Tincker, a diminuta quantidade de álcool usada não interfere nos resultados.

Em virtude das soluções do ácido β-indolyl acético sofrerem mudanças de côr quando expostas à luz do dia, como medida de precaução, elas só eram preparadas na ocasião de serem usadas para servirem a um só ensaio.

A solução de ácido β-indolyl ácido acético era usada na concentração de $^1/_{10.000}$.

As estacas eram colhidas e imediatamente colocadas na solução, e aí permaneciam por 24 horas, sendo em seguida lavadas cuidadosamente com água distilada e colocadas numa estufa afim de acelerar o seu enraizamento.

O meio de enraizamento era constituído por um lote de areia grossa e fina, para garantir um bom arejamento às futuras raízes. Dentro da estufa a atmosfera mantinha-se muito húmida para evitar qualquer emurchecimento.

Os ensaios começaram em 1 de Novembro de 1937 mas, como foram levados a efeito em estufa não aquecida, só em 6 de Dezembro se tinha formado o borrelete em algumas das estacas. Os primeiros sinais de formação de raízes notaram-se em 28 de Dezembro do mesmo ano.

Mercê da época em que êste ensaio decorreu, o desenvolvimento foi muito vagaroso pelo que nesta data só 3 estacas apresentavam um sistema radicular bastante desenvolvido. Nas restantes o borrelete cicatricial já se tinha formado e em algumas notavam-se os primórdios das raízes.

Os resultados a que se chegou neste ensaio prévio, são deveras prometedores, tanto mais que tendo sido conduzidas as experiências com estacas lenhosas sem fôlhas, estavam consideràvelmente diminuídas as probabilidades de êxito.

Êstes ensaios continuam, procurando-se agora fixar uma técnica que, com maior segurança prática, nos assegure a propagação vegetativa da laranjeira azêda.

Escolheu-se para os novos ensaios a estaca semi-lenhosa pois sabe-se que as plantas enraízam mais fàcilmente com esta técnica e que os indivíduos obtidos são mais perfeitos, assemelhando-se em tudo aos de semente.

Por outro lado, como uma planta medianamente desenvolvida pode fornecer anualmente umas 1000 estacas herbáceas, aumenta extraordinàriamente o valor do método escolhido.

As fôlhas das estacas devem-se manter na totalidade, ou melhor devem-se suprimir sòmente as duas últimas fôlhas junto da base, afim de que se não queimem quando colocadas na solução de auxina.

SUMMARY

Preliminary studies on the induction of root formation on sour orange (Citrus auratium) by means of β-indolyl acetic acid have been undertaken.

The first results obtained with hardy cuttings show that rooting takes place under the conditions of the experiment using a solution of $^{1}/_{10.000}$ Work is now in progress and attempt is being made to induce root formation on soft cuttings.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

Cooper, W. C., 1935 — Hormones in relation to root formation on stem cuttings. *Plant Physiol.* **10**, 789-794.

Pearse, H. L. and Garner, R. J., 1937 — A note on the use of β-Naphthalene acetic acid for rooting soft-wood cuttings of fruit tree stocks. *Jour. of Pomo. and Hort. Sci.* **15**, 3.

TINCKER, M. A. H., 1936 — Experiments with Growth Substances, or Hormones, and the Rooting of Cuttings. *Journ. Roy. Hort. Soc.* **61,** 510.

— 1937 — Growth Substances, Root Production, and Cambial Activity in Wood Cuttings. *Nature,* **139.**

VAN DER LEK, H. A. A. en ELTIEN KRIJTHE, 1937 — Bevordering Van De Wortelvorming Van Stekken Door Middel Van Groeistoffen, with a summary: Stimulation of Cuttings by Growth Substances. *Mededeelingen van de Landbouwhoogeschool, Wageningen,* **41.**

Fig. 1

Enraizamento de estacas lenhosas de laranjeira azêda depois de tratadas pelo ácido β-Indolyl acético a $^{1}/_{10.000}$ durante 24 horas

LES ZONES DE LICHENS SUR LES CÔTES DU PORTUGAL

par

M. Ad. DAVY DE VIRVILLE

I — INTRODUCTION

LORSQU'ON observe, à marée basse, la répartition des Animaux ou des Végétaux le long des côtes de l'Océan Atlantique ou de la Manche, on constate qu'un certain nombre d'entre eux sont si fréquents à un niveau donné qu'ils constituent des zones caractérisées par la prédominance souvent exclusive d'une espèce particulière. De plus on remarque que ces zones sont plus ou moins régulièrement placées les unes au-dessus des autres (1), ce qui amène à penser que cette superposition est déterminée par la marée: chacune d'elles se trouvant recouverte puis abandonnée par le flot, pendant un temps plus ou moins long, suivant la hauteur à laquelle elle se développe.

Nous ne nous occuperons ici que des ceintures ainsi

(1) C'est C.-M. d'ORBIGNY qui a signalé le premier, en 1830, l'existence de ces zones sur le littoral de l'Océan. Depuis lors, la répartition des Lichens marins a été étudiée par de nombreux auteurs, et tout spécialement par les botanistes scandinaves. On trouvera un résumé et une bibliographie de leurs travaux dans notre Mémoire: Les zones de Lichens sur le littoral atlantique *(Bull. Mayenne-Sciences,* 1931-1932, p. 35-66 et VIII pl., 1932). Nous nous permettons d'y renvoyer le lecteur qui pourra, d'autre part, utilement comparer les photographies des diverses zones de Lichens prises sur le littoral de la Manche avec celles qui illustrent cet article. Parmi les travaux importants publiés depuis lors, signalons: H. DES ABBAYES: La végétation lichénique du Massif armoricain. Étude chorologique et écologique. 1 vol. 267 p., XXII pl. et 1 carte, 1935. — G. DEGELIUS: Das ozeanische Element der Strauch un Laubflech Tentflora von Skandinavien. *Acta Phytogeographica Suecica,* T. VII, Uppsala, 1935 et Ed. FISCHER-PIETTE: Études sur la Biogéographie des deux rives de la Manche. *The Linnaean Society's Journal, Zoology,* vol. XL, 181-272 p., 19 fig., 1936.

formées par les Végétaux. Les plus élevées sont constituées par des Lichens; et les plus inférieures, par des Algues marines. Les premières seules retiendront notre attention. C'est ainsi qu'on rencontre successivement en descendant vers la basse-mer:

1° La zone du *Xanthoria parietina* formée par un lichen foliacé jaune-orangé qui est surtout bien développé au midi. De toutes les espèces caractéristiques d'une zone déterminée, c'est la seule qui ne soit pas exclusivement maritime. Aussi est-il impossible d'assigner, à cette zone, une limite supérieure. Par contre, sa limite inférieure est relativement nette: l'espèce disparaissant vers le niveau des pleines mers de morte-eau.

2° La zone du *Caloplaca marina* formée par un lichen crustacé jaune d'or dont les fructifications surtout sont bien visibles. La limite supérieure se situe un peu au-dessus des pleines mers de vive-eau: et la limite inférieure, dans le voisinage des pleines mers de morte-eau. Cette espèce est particulièrement bien développée au midi, ainsi, du reste que l'espèce précédente, avec laquelle elle est parfois mélangée. Elle est surtout abondante sur toutes les pointes rocheuses exposées à l'aspersion des vagues. C'est la plante des embruns par excellence, caractéristique de la «Spritzgürtel» des auteurs scandinaves.

3° La zone du *Verrucaria Maura* formée par un lichen crustacé de couleur noire, si étroitement appliqué contre le substratum qu'il est presque impossible de l'en séparer sans le briser. Sa limite supérieure est ordinairement bien visible à distance sur les falaises sous forme d'une ligne noire qui coïncide avec le niveau atteint par l'Océan aux plus fortes marées d'équinoxe. Aussi l'espèce se mélange-t-elle, vers le haut, avec le *Caloplaca marina*. Vers le bas, sa limite inférieure se situe un peu au-dessous des pleines mers de morte-eau. Cette espèce, à l'inverse des deux précédentes, est surtout développée au Nord et à l'ombre, peut-être parce qu'en raison de sa couleur noire elle supporte difficilement la radiation solaire qu'elle doit absorber en totalité.

Les trois zones dont nous venons de parler se retrouvent constamment sur le littoral: c'est pourquoi nous les avons appelées *zones fondamentales.* Au contraire, les deux suivantes ne s'observent que si certaines conditions écologiques nécessaires à leur développement sont réalisées: aussi les avons-nous appelées: *zones de remplacement.* Il vaudrait peut-être mieux les appeler *zones facultatives:* le terme de «*remplacement*» pouvant prêter à confusion. C'est, toujours dans l'ordre où elles sont superposées, du moins quand elles existent simultanément:

4° La zone du *Lichina confinis* constituée par un Lichen fruticuleux noirâtre, de très petite taille, qui peut remonter presque aussi haut que l'espèce précédente jusqu'au niveau des plus hautes mers d'équinoxe, si bien que ces deux lichens sont souvent mélangés. Elle disparaît au contraire au-dessus du niveau des pleines mers de morte-eau. Aussi reste-t-elle à sec, plusieurs jours par mois, pendant les plus faibles marées. Cette espèce n'est pas constante. Elle n'existe que si le littoral est relativement à l'abri de la violence des vagues: de préférence aux expositions ensoleillées.

5° La zone du *Lichina pygmœa,* également constituée par un Lichen fruticuleux de couleur noire, mais de plus grande taille que le précédent. Il forme à distance sur les rochers des mouchetures noires caractéristiques. Il n'apparaît qu'en-dessous du niveau des pleines mers de morte-eau: si bien que c'est la seule espèce qui soit obligatoirement baignée par le flot à chaque marée: en outre il descend assez bas, si bien qu'il peut même se mélanger aux zones les plus élevées d'Algues marines: celle du *Pelvetia canaliculata* et même celle du *Fucus platycarpus.*

En résumé ces zones de lichens forment, sur le littoral de l'Océan, deux ceintures ordinairement bien visibles à distance en raison de leur différence de couleur: une ceinture *orangée* constituée par les zones du *Xanthoria parietina,* puis du *Caloplaca marina:* et, en dessous, une ceinture *noire,* formée principalement par le *Verrucaria Maura* et, quand ils existent, les *Lichina confinis* et, plus bas *pygmœa.*

Il ne faudrait pas croire toutefois que la répartition de

ces diverses zones soit aussi régulière que cet exposé forcément systématique tendrait à le faire croire. D'abord, même dans les conditions normales, ces zones empiètent les unes sur les autres et se mélangent plus ou moins. C'est ainsi que les premiers *Verrucaria Maura* s'observent au milieu des derniers *Caloplaca marina* et que la zone du *Lichina confinis* est toute entière comprise dans les limites où s'observe celle du *Verrucaria Maura*. D'autre part, la hauteur des zones ainsi formées par ces divers Lichens dépend de l'amplitude de la marée dans la station considérée. Très large aux endroits où celle-ci est forte, comme dans le golfe normanno-breton, elles deviennent au contraire plus étroites là où la marée est plus faible, par exemple, sur les côtes atlantiques bretonnes ou, comme nous allons le voir, sur celles du Portugal. Enfin leur régularité est déterminée par l'agitation de la mer. Très grande là où elle est ordinairement calme, comme c'est le cas au fond des baies ou dans les estuaires, elle n'existe plus là où l'Océan est normalement plus agité: c'est-à-dire tout autour des caps et surtout des grandes presqu'îles, en particulier à l'extrêmité de la Bretagne ou du Cotentin, ainsi que sur les îles et les récifs isolés en pleine mer. Dans ces stations tout-à-fait battues ces zones finissent par être complètement mélangées et parfois même inversées.

Mais ces modifications ne sont pas les seules qu'elles puissent présenter: leur répartition varie également avec la latitude. Or si nous connaissons bien maintenant les changements qu'elles présentent sur des côtes plus septentrionales par les travaux des botanistes scandinaves, par contre nous ne savions rien de leur extension vers le Sud, du moins lorsque nous avons commencé nos recherches en 1931. C'est pourquoi nous avons été amené à nous demander ce qu'elles devenaient sous une latitude plus méridionale que celle de la Bretagne. Or les côtes du Portugal nous ont paru d'autant plus intéressantes à explorer, à ce point de vue, que nous avions l'espoir d'y retrouver ces zones plus ou moins modifiées et disloquées alors que, par ailleurs, les travaux de nos prédécesseurs ne nous apportaient presque aucun renseignement à ce sujet.

En effet, d'après l'Abbé HARMAND qui publia, en 1906, puis en 1909 la liste des Lichens récoltés aux environs de Setúbal par le R. P. CORDEIRO, c'est G. GRISLEY (1) qui, en 1661, aurait fait, le premier, mention de divers lichens portugais. BROTERUS (2) a aussi indiqué quelques Lichens maritimes: en particulier *Lichen parietinus* = *Xanthoria parietina;* mais c'est surtout Isaac NEWTON qui nous a fourni les premiers renseignements à ce sujet. Il signale, en particulier *Verrucaria Maura* à Foz do Douro. C'est surtout au regretté Pr SAMPAIO que nous devons une série de publications relatives en particulier aux Lichens rencontrés sur le littoral aux environs de Pôrto que nous avons nous-même exploré après lui (3). Il y a signalé, entre autres, le *Caloplaca marina* «ad saxa micaceo schistosa in ripis Durii (Foz-Tua)» et aussi une espèce nouvelle, très voisine de la précédente: *Lecania citrinella* qu'il dit fréquente sur les rochers maritimes dans cette même région. Dans son travail, l'Abbé HARMAND (4) cite *Lichina pygmœa* à Alborquel, sur les rives du Sado. Il croyait cette espèce nouvelle pour le Portugal. En fait elle avait été déjà récoltée par DAVEAU,

---

(1) Gabriel GRISLEY. — Viridarium Lusitanum in quo arborum fruticum et herbarum differentiae onomasti incertae quas Ager Ulyssiponensis ultra citraque Tagum trigesimum usque lapidem profert collectae per Gabrielem GRISLEY, Chimiatrum et Botanicum. Ulysippone, Ant. Cresbeeck, MDCLVVI. — Cet ouvrage où les plantes sont rangées par ordre alphabétique, sans aucune description, n'a plus guère qu'un intérêt de curiosité historique.

(2) Fred. Avell. BROTERUS. — Flora Lusitanica. 2 vol. Olisipone, Typographia Regia, MDCCCIV.

(3) Gonçalo SAMPAIO. — Espécies novas de Líquenes. *Annaes da Academia politéchnica do Pôrto,* T. XII, 1917. — Líquenes novos para a flora portuguesa. — *Broteria,* Ser. Bot., Vol. XV, fasc. III. Braga, 1917, p. 130. — Contribuições para o estudo dos líquenes portugueses. *Ann. da Academia polytéchnica do Pôrto,* T. XII, 1917. — Novas Contribuições para o estudo dos Líquenes portugueses. — *Broteria,* Ser. Bot., Vol. XIX, 1921, p. 12-35. — Novos materiais para a liquenologia portuguesa. 1 br. in 8°, 21 p. Coimbra, Imprensa da Universidade, 1924. — Líquenes inéditos, 1 br., 8 p. Pôrto, 1920. — Materiais para a Liquenologia portuguesa. *Broteria,* Ser. Bot., Vol. XXV, 1922, p. 147-163.

(4) Abbé HARMAND. — Notes relatives à la lichénographie du Portugal. *Bull. de la Soc. bot. de Fr.,* T. 53, p. 68-74, 1906 et T. 56, p. 7-14, 27-34, 81-89, 123-131, 212-218, 1909.

botaniste français auquel on est redevable d'intéressants travaux sur la flore portugaise (1) et qui l'avait déjà récoltée aux pieds de la Serra da Arrábida en Novembre 1889, comme en témoigne un échantillon conservé dans l'Herbier de la Faculté des Sciences de Lisbonne que nous avons pu rapidement consulter (sauf le paquet des *Verrucaria*) à notre passage, au mois de Septembre 1933, grâce à l'obligeance de M. le Pr PALHINHA (2). Cet Herbier est très intéressant en particulier parce qu'il renferme les récoltes de WELWITSCH qui fût un des principaux collecteurs de plantes portugaises au début du XIX ème siècle. Nous y avons relevé l'indication du *Caloplaca citrina* (très voisin du *C. marina*, si ce n'est la même espèce): «ad rupes calcareas prope Sagres in Algarbiis, Febr. 1915 R. PALHINHA et F. MENDES»; *Lecania citrinella:* «ad rupes maritimas prope Leça de Palmeira (3), Sept. 1918 A. RICARDO JORGE»; *Lichina confinis* également récoltée par le même savant sur les rochers maritimes, dans la même station, ainsi que sur les rochers calcaires, près de Paço d'Arcos où elle est fréquente. Elle serait rare ailleurs. WELWITSCH l'avait déjà observée en 1849. Enfin *Lichina pygmœa* trouvée par F. MENDES en Septembre 1915 à Praia da Rocha où elle nous a échappée, ainsi qu'à l'embouchure du Tage, à Caxias (4), et près d'Oeiras. Nous l'avons de fait retrouvée entre Carcavelos et S. João do Estoril, aux environs de Lisbonne. D'autre part, en 1928, J. JOSÉ DE BARROS a donné, dans ce Bulletin (5), un travail sur la Sociologie végétale où on trouve un tableau de la répartition de quelques espèces à Farilhão Grande et aux îles

---

(1) Voir, en particulier: J. DAVEAU. - La flore littorale du Portugal, *Bol. Soc. Brot.*, T. XIV, (1ère série), p. 3-54, 1897. Ce travail qui traite uniquement de la flore des plantes supérieures, est, avec les Mémoires de CHODAT dont nous parlons ci-après, fondamental pour l'étude de la géographie botanique du Portugal.

(2) P. COUTINHO. — Lichenum Lusitanorum Herbarii Universitatis Olisiponensis Catalogus. 1 br. in 4°, 122 p. Lisboa, M.-L. Torres, 1916. Nous n'avons pas eû le temps jusqu'ici de consulter l'Herbier de l'Institut botanique de Coimbra.

(3) Localité située à 10 km. au Nord de Pôrto, en retrait du Port de Leixões.

(4) A 14 km. à l'Ouest de Lisbonne, en bordure du Tage.

(5) José DE BARROS. — Sociologia botanica, *Bol. Soc. Brot.*, 2ème Sér., Vol. V, p. 3-103, 1928.

Berlengas, situées à quelques milles en mer au large de Peniche, et qu'il pût visiter en 1924 en compagnie des Prs PALHINHA et MENDONÇA. Il y signale quelques lichens marins: et, en particulier «l'andar (zona) de *Xanthoria parietina*», ainsi que «l'horizonte de *Lichina pygmœa*». C'est là le fait le plus précis sur les zones de Lichens sur les côtes portugaises qui ait été publié avant nos recherches dont nous avons résumé déjà les principaux résultats en 1933 (1).

Pour connaître ces ceintures de végétation, il était donc nécessaire de les voir sur place. Nous ne pouvions malheureusement songer à parcourir la totalité du littoral portugais qui s'étend sur plus de 700 km. à vol d'oiseau. C'eût été d'ailleurs là une entreprise d'autant plus inutile qu'une bonne partie de ces côtes est sableuse et, par suite, tout-à-fait impropre au développement des Lichens. En réalité il nous a suffi de visiter successivement, pendant une période de marée, huit stations différentes échelonnées tout le long du littoral, pour prendre une connaissance suffisante de ces zones de Lichens et de leurs modifications. Une courte description géologique et géographique de ce littoral nous paraît nécessaire (2).

Les côtes du Portugal (fig. 1) s'étendent sur 560 km. environ à vol d'oiseau, du Nord au Sud, suivant leur plus grande longueur, depuis l'embouchure du Minho à la frontière espagnole, jusqu'au Cap St Vincent: elles sont donc orientées, en général, vers l'Ouest, exposition particulièrement favorable au développement de la flore océanique. Toute la partie Nord, depuis l'embouchure du Minho

---

(1) Ad. DAVY DE VIRVILLE.— Contributions à l'étude des zones de Lichens sur le littoral du Portugal. *C. R. Ac. des Sc.*, T., 134, p. 1921-1922, 1933. Dans ce résumé forcément très succint de nos premières observations, nous avons indiqué que, nulle part nous n'avions vu ni le *Xanthoria parietina*, ni le *Lichina confinis* former de véritables zones. Ceci doit être compris, pour la première de ces espèces, en Ce sens que, de fait, la zone qu'elle forme est souvent discontinue et n'est jamais délimitée vers le haut; et, pour la seconde, qu'elle est ordinairement très sporadique. Aussi, après une étude plus attentive de la question, nous pensons devoir modifier ce que notre première opinion pouvait avoir de trop absolu et finalement nous arrêter aux conclusions développées dans le présent travail.

(2) Voir les travaux et, surtout, la carte géologique du Portugal de CHOFFAT.

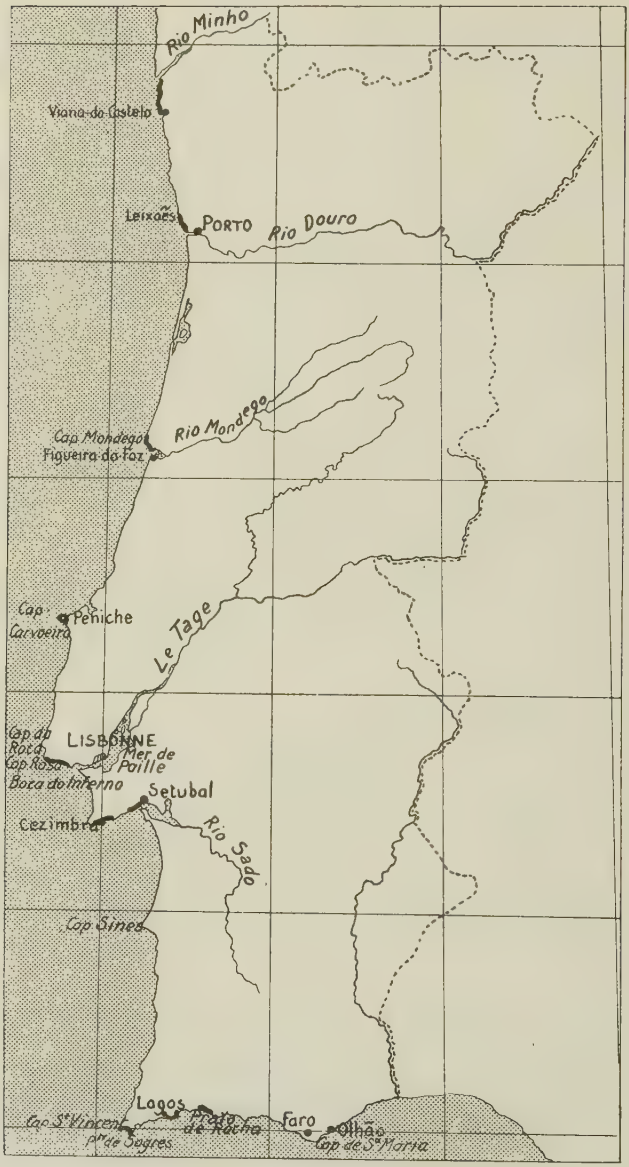


Fig. 1. — Carte du Portugal. — Les diverses parties de la côte où les zones de Lichens ont été observées sont indiquées par un trait noir foncé.

jusqu'à celle du Douro, est granitique, basse et relativement très riche en Lichens. Au delà, au contraire, la côte devient sableuse et «présente une suite d'amples courbes, comme accrochées de pilier en pilier aux serras qui pointent dans l'Océan» (1) et qui sont formées, elles, de calcaires secondaires, jurassiques ou crétacés, qui presque toujours forment des promontoires pittoresques assez élevés. On rencontre ainsi, en descendant vers le Sud, pour ne citer que les pointes les plus importantes que nous ayions visitées: le Cap Mondego, puis le Cap Carvoeiro, à l'extrêmité de la presqu'ile de Peniche, le Cap Raso, un peu avant l'embouchure du Tage et qui forme, avec le précédent, une des saillies les plus avancées vers l'Ouest (2); puis, au-delà du Cap Espichel, une petite partie du littoral, située au pied de la Serra da Arrábida; entre Cezimbra et Setúbal qui elle, est orientée au Midi. Mais bientôt le littoral redevient sableux jusqu'au Cap Sines, que nous n'avons malheureusement pas pu visiter, encore qu'il paraisse très intéressant à en juger d'après des photograhies que M. ZBYSZEWSKY a eûes l'obligeance de nous communiquer. Nous nous sommes alors directement rendu au Cap St Vincent qui constitue l'extrême point de l'Europe vers le S. W. et l'accident géographique le plus important des côtes du Portugal. Au-delà, en effet, jusqu'à la frontière espagnole sur environ 140 km. de longueur à vol d'oiseau, le littoral change de direction. Il s'étend de l'Ouest à l'Est et se trouve orienté vers le midi, exposition très défavorable au développement des Lichens, surtout vu la latitude beaucoup plus méridionale. De plus il est constitué par des rochers miocènes pittoresquement découpés et très friables, quand il n'est pas lagunaire ou sableux. On ne sera donc pas surpris que les Lichens y soient très mal représentés: nous ne les avons

(1) Raúl PROENÇA. — Portugal, Madère, Iles Açores. 1 vol. 325 p. et cartes. Ce «*Guide Bleu*» du Portugal est très remarquable, à tous égards: et nous ne saurions assez en souligner l'intérêt.

(2) Nous n'avons malheureusement pas pu nous rendre jusqu'au Cabo da Roca, situé un peu au N. du Cabo Raso, à l'extrêmité de la Serra de Cintra. Elevé de 144 m. au-dessus de l'Océan, c'est le point le plus occidental de tout le continent européen.

même observés qu'en deux stations: à Lagos et à Praia da Rocha.

C'est ce littoral que nous avons pu explorer au cours de trois années successives, en 1931, 1932 et 1933. Nous n'oublierons jamais notre arrivée au Portugal que nous allions visiter pour la première fois, en compagnie de notre collègue Robert LAMI, Assistant au Muséum, venu de son côté étudier la répartition des algues marines de ce pays. Arrivés à Figueira da Foz, le soir du 11 Septembre 1931, nous y étions attendus par le regretté Pr CARRISSO à qui nous avions été récommandés par M. ALLORGE, Professeur au Muséum de Paris. Nous conserverons toujours un souvenir ému de l'amabilité avec laquelle l'éminent savant portugais se mît à notre disposition, favorisant notre installation dans ce beau pays pour lequel, grâce à lui, nous avons éprouvé une sympathie toujours grandissante. Dès le lendemain, il nous guidait au Cap Mondego, puis il nous faisait visiter Coimbra, cette Sorbonne portugaise dont il a si magistralement organisé l'Institut Botanique. Il vint ensuite nous retrouver à Viana do Castelo: et, depuis lors, sa sympathie ne nous a jamais fait défaut. Aussi est-ce avec une émotion reconnaissante que nous consacrons aujourd'hui, à sa mémoire, ce travail qu'il a tant facilité.

Nous adressons également nos plus respectueux remerciements à M. le Ministre de l'Education nationale de France qui voulût bien, à trois reprises, nous accorder une Mission scientifique au Portugal. Notre collègue Robert LAMI fût pour nous un compagnon de course dont l'amitié ne nous fît jamais défaut. Nous devons à M. le Pr ALLORGE divers renseignements bibliographiques. Nons tenons aussi à exprimer toute notre reconnaissance à MM. PALHINHA, QUINTANILHA, MENDONÇA, FERNANDES et Taborda MORAIS pour l'aide précieuse qu'ils nous ont apportée, ainsi qu'à MM. ZBKSZEWSKY et RIBEIRO à qui nous fûmes présenté par M. le Pr BOURCART et qui nous ont obligeamment documenté sur la géologie des côtes portugaise. A tous, nos remerciements.

Il nous reste maintenant à exposer nos observations faites sur les zones de lichens des côtes du Portugal, dans les diverses stations que nous avons visitées, en descendant

du Nord vers le Sud. Nous avons dû ici les limiter aux seules espèces caractéristiques d'une zone bien déterminée, réservant pour une publication ultérieure nos observations et nos photographies relatives aux autres Lichens. Notre travail est donc exclusivement biologique et non floristique. Disons seulement au passage que la plupart des Lichens maritimes du Massif armoricain, telles que: *Ramalina scopulorum, Rocella fuciformis* et *phycopsis, Anaptychia fusca, Lecanora, Buellia, Parmelia,* etc., se retrouvent sur les côtes portugaises. Ensuite nous comparerons les zones de Lichens du Portugal avec celles de la Bretagne, au Nord; et du Maroc, au Sud. Enfin nous tirerons les conclusions qui nous paraissent se dégager de l'ensemble de ce travail.

II — ÉTUDE DES STATIONS VISITÉES

ENVIRONS DE VIANA DO CASTELO

Il était particulièrement intéressant d'explorer, comme nous avons pu le faire du 9 au 14 Octobre 1931, le littoral compris entre l'embouchure du Minho, à la frontière espagnole, et la ville de Viana do Castelo, à environ 20 km. plus au Sud (fig. 1). Nulle part, en effet, sur les côtes du Portugal, les Lichens ne sont mieux représentés qu'ici pour les raisons suivantes. D'abord tout ce littoral est formé de rochers granitiques très favorables au développement de ces végétaux. Ensuite la côte, en particulier aux environs de Viana, est constituée par une plate-forme dont les nombreuses pointes rocheuses qui s'élèvent à peine au-dessus du niveau des plus hautes mers, jouent le rôle de brise-lames, se protègent les unes, les autres et mettent plus ou moins à l'abri toute la région voisine de la terre ferme qui se trouve placée en retrait. Enfin, par suite de la latitude relativement septentrionale, la radiation solaire est encore peu intense, beaucoup moins, en tout cas, qu'au Sud, dans la région du Cap St Vincent. Aussi les diverses zones de Lichens sont-elles très bien développées. Toutefois leur hauteur est, ainsi que nous le constaterons du reste partout,

moins considérable que sur le littoral du Massif armoricain du fait que l'amplitude de la marée est ici au moins trois fois plus faible.

La zone du *Xanthoria parietina*, vu la faible altitude du littoral, n'existe que sur les pointes rocheuses les plus élevées où elle est fort bien représentée. Elle fait parfois défaut lorsque la côte est trop basse, comme aux environs de Moledo do Minho. Par contre, en deux autres points: au Cap Montedor et au Vieux Fort de Viana, elle est très bien développée sur de gros blocs rocheux dont l'altitude est notablement supérieure à celle de cette zone. D'ailleurs de toutes les stations que nous avons visitées au Portugal, c'est là que les Lichens maritimes sont les plus nombreux. Et on peut constater que, comme sur le littoral armoricain et pour la même raison, la limite supérieure de cette zone est imprécise: le *Xanthoria* pouvant se développer très loin des côtes, à l'intérieur des terres.

La zone du *Caloplaca marina* qui lui fait suite est également très bien représentée avec ses caractères écologiques habituels. Aux points les plus abrités, elle atteint de 0,50 m., à 0,60 m., d'épaisseur. Elle est particulièrement bien représentée aux expositions méridionales, près de Moledo do Minho (phot. 11, pl. VI).

La zone du *Verrucaria Maura* ne fait ordinairement jamais complètement défaut. Elle est surtout bien développée sur un rocher que l'on voit en mer, au large du Vieux Fort de Viana, ainsi qu'en dessous du Phare de Montedor où sur des rochers relativement battus, elle forme une zone de 2 m. de hauteur (phot. 11, pl. VI).

La zone du *Lichina confinis* est, comme toujours, surtout bien développée aux expositions abritées et ensoleillées. Elle est souvent mélangée à la précédente: par exemple à Moledo do Minho. Mais nulle part nous ne l'avons trouvée suffisamment dévoloppée pour pouvoir mesurer avec précision son épaisseur.

La zone du *Lichina pygmœa*, au contraire, est localisée sur les rochers les plus battus. C'est ainsi qu'auprès de Viana, elle fait défaut, sur les rochers les plus rapprochés du littoral qui sont évidemment trop abrités pour qu'elle

puisse s'y développer. Au contraire elle est bien représentée sur le gros rocher isolé en mer, au large du Fort de Viana dont nous avons déjà parlé, ainsi que tout autour du Fort d'Afife où elle a exactement le même aspect que sur les côtes de Bretagne (phot. 15, pl. VIII). Comme pour le *Lichina confinis*, et pour la même raison, nous n'avons pu mesurer son épaisseur.

Bien entendu ces diverses zones n'existent plus là où le littoral rocheux est interrompu par des grèves sableuses, comme à Praia de Ancora et surtout entre le vieux Fort d'Afife et le Cap Montedor où s'étend une plage de plusieurs kilomètres de longueur.

En résumé, les diverses zones de Lichens sont très bien représentées tout le long du littoral compris entre la frontière espagnole et Viana do Castelo pour les raisons suivantes. La côte rocheuse et granitique est relativement abritée; de plus la radiation solaire n'y est pas trop intense par suite de la latitude relativement septentrionale. Si la hauteur de chacune de ces zones est ici, comme partout, moins considérable que sur les côtes atlantiques françaises, c'est que l'amplitude de la marée y est aussi beaucoup plus faible. La zone du *Xanthoria parietina* peut faire localement défaut, là où les rochers ne sont pas suffisamment élevés. Celle du *Caloplaca marina* existe avec ses caractères écologiques habituels, mesurant de 0,50 m. à 0,60 m. de hauteur. Celle du *Verrucaria Maura* est, de toutes, la mieux représentée et peut atteindre, sur les rochers battus, 2 m. de hauteur. Enfin les zones du *Lichina confinis* et du *L. pygmœa* ne s'observent que là où les conditions écologiques nécessaires à leur développement sont réalisées.

ENVIRONS DE PORTO

Il eût été évidemment intéressant d'explorer également la partie du littoral portugais située au Sud de Viana do Castelo, aux environs de Póvoa de Varzim où le Pr SAMPAIO, en particulier, fît d'intéressantes récoltes. Nous y aurions vraisemblablement trouvé une flore intermédiaire entre celle de Viana et celle dont nous allons nous occuper mainte-

nant et qui se développe sur la partie du littoral comprise entre Leixões et S. João da Foz, à l'embouchure du Douro, aux environs de Pôrto (fig. 1). Nous avons pu l'explorer du 27 Septembre au 3 Octobre 1931. Comme aux environs de Viana, la côte est entièrement constituée de rochers granitiques, sauf entre le Castelo do Queijo et le port de Leixões où s'étend, sur un peu moins d'un kilomètre, une grève de sable grossier. Ces rochers sont tantôt continus, tantôt discontinus au milieu d'un gravier assez grossier. Ils portent une flore lichénique analogue à celle des environs de Viana, mais plus pauvre: c'est ainsi que les zones du *Xanthoria parietina* et du *Verrucaria Maura* sont partout discontinues et fragmentaires.

La zone du *Xanthoria parietina* est cependant très nette. Ce lichen recouvre toutes les têtes de roches suffisamment élevées. Comme toujours sa limite supérieure est imprécise. Nous l'avons retrouvée, en particulier sur la jetée N. et S. du port de Leixões, ainsi que sur les blocs qui protègent la digue du port de Foz et sur les rochers entre le port de Leixões et le Phare.

La zone du *Caloplaca marina* est peut-être celle qui est la moins bien représentée. Néanmoins son existence n'est pas douteuse et son épaisseur ici, en raison du mode battu, est à peu près aussi grande qu'en Bretagne, puisqu'elle atteint 0,70 m. à 1 m. Quoique la radiation solaire soit ici très vive, ce qui semble bien être la cause du morcellement de cette zone, le *Caloplaca* cependant ne se développe pas aux expositions Nord ombragées, il continue, comme toujours, à coloniser de préférence les pointes rocheuses exposées au midi. L'action de la lumière semble donc être plus considérable sur le développement de cette espèce que celle de la température. Nous l'avons récoltée, en particulier, sur les gros rochers granitiques qui protègent la Jetée N. du port de Leixões et aussi, mais en moindre abondance, sur ceux de la Jetée Sud, aspectés au N.-E. On observe également des *Caloplaca* épars, quoique assez communs, sur des blocs similaires en avant de la digue du port de Foz, ainsi que sur les rochers entre Leixões et le Phare.

La zone du *Verrucaria Maura* est, elle aussi, discon-

tinue et fragmentaire, mais cependant bien nette, atteignant 2 à 3 m. de hauteur. Cette espèce, comme toujours, est plus développée au Nord qu'au Midi et elle se réfugie souvent dans les anfractuosités des rochers les plus humides et les plus ombragés, formant parfois une véritable ceinture au-dessus des flaques supérieures. Elle est bien développée sur la côte rocheuse entre Leixões et le Phare, tandis qu'à l'inverse des précédentes, elle est mal représentée sur les blocs rocheux de protection des digues. Elle s'observe également sur les rochers qui affleurent au milieu de la dune sableuse entre le Castelo do Queijo et la Jetée Sud au Port de Leixões.

La zone du *Lichina confinis* est parfois très bien représentée surtout aux expositions méridionales, mêlée à celle du *Verrucaria Maura*. Elle se présente avec le même aspect qu'en Bretagne (phot. 13, pl. VII). Parfois même elle remonte encore plus haut, jusque parmi les *Xanthoria*. Mais souvent aussi elle fait défaut: si bien que nous n'avons pas pu mesurer son épaisseur.

Il en est de même pour la zone du *Lichina pygmœa*. Cette espèce, ici, est très rare. Nous ne l'avons observée qu'en deux stations d'ailleurs également exposées aux vagues: l'une naturelle: ce sont les rochers battus par la houle, au N. W. de la Jetée du port de S. João da Foz; l'autre artificielle: ce sont les gros blocs rocheux également battus par les flots, en côté de la Jetée N. du port de Leixões. Dans ces deux localités, les thalles, du reste, n'étaient pas nombreux: et, en particulier, nous n'y avons pas observé les *Rivularia bullata* qui accompagnent souvent cette espèce, sur le littoral atlantique français, à cette époque de l'année.

En résumé, les diverses zones de Lichens sont ici moins bien représentées qu'aux environs de Viana do Castelo. Elles sont plus fragmentaires et discontinues, surtout celle du *Lichina pygmœa* que nous n'avons rencontrée qu'en deux stations dont l'une même est artificielle. De plus, par suite du mode battu, leur épaisseur est, en général, plus grande qu'aux environs de Viana.

CAP MONDEGO

Au-delà de Pôrto, le littoral est entièrement sableux sur plus de 100 km. de longueur. On y voit même, aux environs d'Aveiro, une célèbre lagune qui a valu à cette région le nom de Hollande portugaise. Naturellement il n'y a aucune zone de lichen sur toute cette côte. Mais à une quinzaine de km. avant Figueira da Foz et l'embouchure du Mondego, brusquement la côte se modifie. La serra de Buarcos vient pointer dans l'Océan en déterminant un relief du littoral assez important puisque les falaises, formées par les strates redressées des calcaires jurassiques, peuvent atteindre 77 m. de hauteur au Cap Mondego. C'est le premier point de la côte portugaise que nous ayions exploré, du 12 au 18 Septembre 1931, en compagnie du regretté Pr. CARRISSO (fig. 1).

La flore lichénique des falaises du Cap Mondego est d'une grande pauvreté. D'abord l'érosion intense de la falaise, formée de calcaires tendres qui s'éboulent facilement, est tout-à-fait contraire au développement des lichens. C'est ce que met bien en évidence la photo 3, pl. II, qui est même tout-à-fait saisissante. Aucune végétation n'est évidemment possible sur ce sol mordu par l'érosion, brûlé par le soleil et balayé par le vent du large. Ensuite ces calcaires gris forment des strates qui, au Cap lui-même, sont parallèles au rivage (phot. 12, pl. VI), mais plus au Sud, vers Figueira da Foz, lui deviennent, au contraire, perpendiculaires, par suite du changement d'orientation de la côte. Or ces strates relevées, dont les bancs forment autant de marches d'escalier entre lesquelles l'eau de mer est retenue dans des flaques allongées en forme de rigoles plus ou moins profondes (phot. 12, pl. VI), s'élevent brusquement au milieu du sable dépourvu de toute végétation. Plus haut, dans la partie où pourrait se développer la ceinture des Lichens orangés: ou bien la falaise est à pic, ou bien elle s'éboule. De plus, la plupart des rochers sont exposés au Nord, ce qui nous l'avons vu est peu favorable au développement de ces Lichens. Si on ajoute que la surface de la pierre est complètement polie par le sable et l'abrasion

marine, et absolument lisse, ce qui rend la fixation des spores presque impossible, on comprendra que le développement des Lichens soit presque totalement entravé.

La zone du *Xanthoria parietina* n'est, pour ainsi dire, pas représentée. On rencontre bien des thalles de cette espèce, mais épars dans la lande du Cap Mondego. Nous l'avons également observée, sous forme de thalles épars, sur les terrasses supérieurs du Phare de Figueira, ainsi que sur la Jetée de la Douane, au delà de l'embouchure du Mondego.

La zone du *Caloplaca marina* est à peine mieux représentée. Nous l'avons observée au delà du Cap Mondego, sur des pointes de sables quaternaires consolidés. Elle se retrouve également plus près du Cap, sur quelques rochers exposés au Midi, ainsi qu'au delà du Cap, dans le seul point où les strates rocheuses s'abaissent en pente relativement douce vers la mer. Très fragmentaire, elle s'étale sur plusieurs mètres de hauteur. Nous avons aussi observé ce *Caloplaca* sur le mur aspecté au Sud de la terrasse de Figueira, ainsi que sur la Jetée de la Douane dont nous venons de parler à propos du *Xanthoria*.

La zone du *Verrucaria Maura* ne s'observe que sur un gros rocher battu très usé par l'érosion, en face des carrières du Cap Mondego ainsi que sur les murs du Port de Figueira où elle atteint 1,20 m. de hauteur environ et sur la Jetée de la Douane.

La zone du *Lichina confinis* n'existe guère que sous les escarpements du Cap Mondego, près des carrières, à l'exposition Sud. L'espèce vit là réfugiée dans les anfractuosités du rocher où elle se développe sur 2 à 3 m. de hauteur (phot. 12, pl. VI). Nous avons également noté quelques exemplaires presque indéterminables de cette espèce sur la Jetée de la Douane, à Figueira da Foz.

Quant à la zone du *Lichina pygmœa*, quoique le littoral soit battu, comme autour de tous les caps, nous ne l'avons observée nulle part.

En résumé, les zones de lichens sont très mal développées autour du Cap Mondego, d'une part en raison de la nature de la roche qui est trop lisse ou qui s'éboule trop

facilement, et d'autre part à cause de l'exposition Nord qui est défavorable au développement de la ceinture des Lichens orangés. C'est ainsi que la zone du *Xanthoria parietina* n'est indiquée que par quelques thalles épars et que celle du *Lichina pygmœa* semble bien faire totalement défaut. Les autres zones, quand elles existent, s'étendent sur une hauteur relativement considérable, comme il est de règle dans tous les points battus.

PRESQU'ILE DE PENICHE ET CAP CARVOEIRO

Au-delà de Figueira da Foz, le littoral est de nouveau sableux jusqu'au voisinage de l'importante saillie formée par le Cap Carvoeiro, à l'extrêmité de la presqu'île de Peniche, que nous avons pu explorer du 19 au 22 Septembre 1933 (fig. 1). Cette presqu'île, formée de calcaires liasiques, longue de 2.750 m. et large de 2.200 m., est reliée à la terre ferme par une langue de sable mesurant 2 km. de l'Est à l'Ouest et 800 m. du Nord au Sud. C'est à la naissance de cette presqu'île qu'est située la petite ville de Peniche, entourée d'immenses murailles battues par la mer haute: ce qui l'a fait comparer, par les guides français, à St Malo. Il serait plus exact de la rapprocher de la Roque haute de Granville; car c'est au-delà de Peniche que se développe, tel le Cap Lihou, la presqu'île limitée de tous côtés par des falaises d'une vingtaine de mètres de hauteur au moins qui tombent à pic, de tout côté, dans la mer. Avec le Cap St Vincent, c'est certainement un des sites maritimes les plus remarquables du Portugal. Même par temps calme, la mer bat avec violence le pied des falaises: et dès qu'elle devient tant soit peu houleuse, on voit de hautes lames déferler majestueusement sur les rochers, dans un bruit de tonnerre, et rebondir jusqu'au sommet des falaises, à plus de 20 m. de hauteur (phot. 5, pl. III). C'est là un spectacle inoubliable et qui nous a laissé une profonde impression: d'autant plus que le rocher calcaire est perforé de trous bien visibles entre les strates (phot. 4, pl. II) par lesquels l'eau de mer comprimée et pulvérisée par les vagues pénètre aux pieds de la

falaise pour en ressortir plus haut en flocons de vapeur qui fusent, de toute part, du rocher. La falaise semble alors fumer comme un volcan et l'étrangeté du spectacle le dispute à la grandeur.

On comprendra sans peine que le développement des zones de Lichens soit aussi défavorisé par cette violence des flots auxquels rien ne semble pouvoir résister que par la nature de la roche profondément mordue par l'érosion (phot. 4, pl. II). Néanmoins la presqu'île est assez riche en Lichens marins et maritimes qui profitent du moindre abri pour s'y développer.

La zone du *Xanthoria parietina* se retrouve presque partout mêlée à celle du *Caloplaca marina:* mais le plus souvent les thalles sont épars. Près de la jolie chapelle de Nossa Senhora dos Remédios, dans la crique à gauche du Phare au S. W., les rochers supérieurs sont constitués par des calcaires grisâtres érodés, séparés par des fissures ou des puits étroits et profonds. Très insolés, ils sont pauvres en Lichens. Cependant le *Xanthoria* s'y rencontre, mêlé au *Caloplaca marina* et réfugié, comme lui, ce qui est assez exceptionnel, dans les fentes les plus obscures du rocher. On le trouve également sur les têtes arrondies des rochers qui affleurent derrière le Phare.

De même, la zone du *Caloplaca marina* n'est souvent représentée que par des individus épars. C'est le cas, en particulier, autour du Phare du Cap Carvoeiro et, d'une manière générale, au bord des falaises qu'on peut explorer plus ou moins aisément à la faveur de quelques corniches en surplomb. On le retrouve aussi, comme nous venons de le dire, mêlé au *Xanthoria parietina* dans les fentes obscures de la crique, à gauche du Phare.

Au contraire des précédentes, la zone du *Verrucaria Maura* est presque partout fort bien représentée. Nulle part, peut-être, elle n'est mieux développée qu'autour du Phare où, par suite de l'aspersion par les embruns, elle peut remonter comme sur les côtes battues des iles anglo-normandes jusqu'au sommet des falaises, à plus de 20 m. de hauteur. L'emplacement occupé par cette espèce est alors plus large que d'habitude, pas autant cependant qu'on

pourrait le croire: car, à la base des falaises trop battues ou sur leurs parois verticales, l'espèce n'existe plus. Au contraire, dans les endroits moins battus, la hauteur de la bande occupée par cette espèce diminue. Sur les rochers auprès de la Chapelle, elle ne mesure plus guère que 4 à 5 m. de hauteur: et, près de la carrière, 0,80 m. Cette zone est donc très irrégulière. On retrouve également cette espèce sur le rebord des falaises battues, ou réfugiée à l'ombre dans les fentes des rochers presque partout. C'est ainsi qu'elle est très abondante au fond d'une grotte assez obscure, sur la paroi d'une falaise à pic, orientée à l'W. N.-W. Plus loin, dans une crique orientée au Sud et peu battue, nous avons constaté qu'elle formait une bande assez régulière de 0,60 m. de hauteur environ (phot. 7, pl. IV).

La zone du *Lichina confinis* présente les mêmes particularités que celle du *Verrucaria Maura*. Comme elle, et pour les mêmes raisons, elle remonte jusqu'au sommet des falaises aspergées par les embruns autour du Phare de Carvoeiro, ainsi qu'auprès de la Chapelle de Nossa Senhora dos Remédios, où on peut encore l'observer, parfois même à une dizaine de mètres en retrait du bord de la falaise, ainsi qu'à la naissance de la presqu'île au N.-N. W.

Enfin la zone du *Lichina pygmœa* s'observe à la naissance de la presqu'île de Peniche au N.-N. W. où, sur la falaise verticale, elle forme une bande très régulière de 0,60 m. à 0,80 m. de hauteur. On retrouve également des thalles épars de cette espèce sur les gros blocs rocheux épars au pied de cette falaise, ainsi que dans la seconde crique qui fait suite à la précédente, où la zone atteint la même hauteur que précédemment. Par contre nous n'avons jamais observé cette espèce autour du Cap Carvoeiro, ni près de la Chapelle, sur les falaises verticales trop battues pour qu'elle puisse s'y établir.

Ces trois dernières zones (*Verrucaria Maura, Lichina confinis* et *L. pygmœa)* s'observent aussi au Port de Peniche. Au contraire, les diverses zones font à peu près totalement défaut sur les falaises calcaires situées à la naissance de la presqu'île et orientées au S. W. Seul le *Verrucaria Maura* est réfugié dans les recoins les plus abrités des

rochers où il forme quelques taches noires. Ceci tient à une ensemble de circonstances. D'abord par suite de l'exposition méridionale, l'insolation est très vive; ensuite le rocher tendre s'éboule très facilement en gros blocs que remue incessamment une houle toujours violente: et on comprend qu'aucun lichen ne puisse s'établir sur des falaises ainsi en perpétuel remaniement.

En résumé, les ceintures de Lichens orangés (zones du *Xanthoria parietina* et du *Caloplaca marina*) se retrouvent çà et là, tout autour de la presqu'île de Peniche, où elles sont représentées par des thalles épars. Les zones de *Lichina*, au contraire, s'observent un peu partout, sauf toutefois celle du *L. pygmœa* qui ne semble pas pouvoir se développer au pied de ces falaises trop battues. La zone la plus constante est celle du *Verrucaria Maura:* elle forme ordinairement une bande de 0,80 m. de hauteur: mais elle peut remonter jusq'au sommet des falaises, à plus de 20 m. de hauteur, comme dans toutes les stations battues. L'action des vagues est ici prépondérante.

ENVIRONS DE LISBONNE

Délaissant la partie des côtes portugaises comprise entre Peniche et le Cap Raso, nous avons, par contre, exploré la partie du littoral situé aux environs de Lisbonne á l'embouchure du Tage, en bordure de l'entrée de la Mer de Paille, entre Carcavelos que nous avons visité le 13 Septembre 1933 et Cascais que nous avions déjá parcouru le 24 Septembre 1931, jusqu'á Bôca do Inferno (fig. 1) et même un peu au-delà (phot. 1, pl. I).

Les diverses zones de lichens se retrouvent sur les rochers de calcaire crétacé, au-dessus de la plage de Carcavelos. On observe *Xanthoria parietina*, puis *Caloplaca marina* un peu mélangés, et plus bas, des taches éparses, mais nombreuses, de *Verrucaria Maura*, ainsi que *Lichina confinis* et enfin *Lichina pygmœa* particulièrement bien

représenté en cette station aspectée à l'Est. Plus loin, en allant dans la direction d'Estoril, les *Xanthoria parietina* et *Caloplaca marina* disparaissent: la falaise étant trop abrupte et s'éboulant trop facilement: seuls subsistent les *Lichina pygmœa* d'ailleurs moins abondants et aussi quelques *L. confinis*, du moins lorsqu'il y a des rochers assez élevés pour les porter: car de nombreuses petites grèves sableuses interrompent la côte rocheuse. Plus loin encore, au delà de la Pointe de Pedra do Sal, la répartition de ces Lichens est curieuse. Il y a peu de *Caloplaca marina*. Puis on trouve de grandes dalles rocheuses inclinées en pente douce vers la mer et séparées par des rigoles plus ou moins profondes. Or la surface de ces dalles est dénudée et ne porte ni Algues, ni Lichens, sauf quelques *Lichina confinis*. Ceux-ci sont par contre très abondants, ainsi que le *Verrucaria Maura*, sur les parois de toutes ces rigoles où ils sont protégés à la fois contre l'insolation trop vive et contre le déferlement des vagues. Plus bas, le *L. pygmœa* fait défaut. Au delà, le pied des falaises, près de S. João do Estoril, est encombré de gros blocs rocheux éboulés que nous n'avons pas eû le temps d'explorer, mais qui paraissent aussi pauvres en Algues qu'en Lichens.

Les diverses zones se retrouvent également sur les rochers de calcaire crétacé formant de petites falaises au-dessus du sable de la plage de Cascais. On y voit, aux expositions les plus ombragées, *Xanthoria parietina;* puis, au-dessous, très mal représenté et seulement aux expositions les plus méridionales, *Caloplaca marina*, puis *Verrucaria Maura* localisé sur les aspérités des rochers et, au contraire, *Lichina confinis* très nombreux dans toutes les fentes. La côte est sans doute trop abritée pour que le *Lichina pygmœa* puisse s'y développer. C'est au-delà, vers le Nord, après la Citadelle, que commencent les hautes falaises de calcaire néocommien beaucoup plus résistant. Elles deviennent de plus en plus abruptes à mesure que l'on se rapproche de Bôca do Inferno où elles atteignent une vingtaine de mètres de hauteur. Ce nom (en français: Bouche de l'Enfer) vient de ce qu'en ce point existait, dans

le calcaire, un gouffre qui s'est effondré et qui a été déblayé par l'abrasion marine: si bien que la falaise est percée d'une cavité où les vagues, surtout par gros temps, viennent déferler avec fracas au milieu de grandes gerbes d'écume. Au voisinage du Phare, près de la Citadelle, leur pente est encore relativement douce. Aussi la flore y est-elle plus riche. On y trouve *Xanthoria parietina*, mais pas de *Caloplaca marina*, ni de *Lichina confinis*. C'est la zone du *Verrucaria Maura* qui est la mieux développée, en particulier sur toutes les aspérités des rochers complètement déchiquetés par l'érosion. Mais au-delà, la falaise devient plus élevée, atteignant une trentaine de mètres d'élévation et complètement inaccessible, plongeant à pic dans la mer (phot. 1, pl. I). Elle paraît dépourvue de Lichens.

En résumé, les diverses zones se retrouvent aux environs de Lisbonne, entre Carcavelos et Bôca do Inferno. Toutefois si *Xanthoria parietina* se retrouve sur la plupart des rochers ensoleillés, *Caloplaca marina* ne forme plus ici qu'une ceinture très fragmentaire. Par contre *Verrucaria Maura* est bien repésentée et surtout *Lichina confinis*, comme celà se produit presque toujours sur le littoral plus ou moins abrité des estuaires. Quant à *L. pygmœa*, il est localisé dans les stations plus battues, entre Carcavelos et S. João do Estoril.

ENVIRONS DE CEZIMBRA ET DE SETUBAL

Au-delà de l'embouchure du Tage, de l'autre côté de la Mer de Paille, le littoral est sableux, du moins au delà de Trafaria, en particulier au bord de la lagune de Albufeira. Mais déjà avant le Cap Espichel où la Serra da Arrábida se termine par des falaises de calcaire jurassique qui plongent à pic dans l'Océan, il redevient rocheux. Nous avons pu l'explorer en deux points différents, aux environs de Cezimbra (ou Sesimbra), les 25 et 26 Septembre 1933, et de Setúbal, les 14 et 15 Septembre 1932 (fig. 1).

Lorsqu'on s'éloigne de Cezimbra dans la direction du

Cap Espichel, la première zone que l'on observe est celle du *Verrucaria Maura* réfugiée dans tous les recoins obscurs des rochers. Plus loin, sur les grés jurassiques grossiers formant le promontoire qui sépare deux petites criques, on observe la succession suivante: *Xanthoria parietina*, en-dessous des *Placodium murorum* qui ont ici tendance à remplacer le *Caloplaca marina* qui existe cependant, puis *Verrucaria Maura*, et, réfugié dans les recoins les plus abrités, *Lichina confinis*, enfin *Lichina pygmœa* très abondant sur tous les rochers aspectés vers l'Est-Sud-Est. Sous le Phare, près du Fort do Cavalo, les diverses zones de Lichens sont également très bien représentées dans les recoins plus ou moins abrités des multiples criques formées par les rochers. Nulle part, peut-être, sauf dans la région de Viana, elles ne sont mieux développées (phot. 8, pl. IV), à l'exception toutefois de celle du *Caloplaca marina*. Ici le *Xanthoria parietina* forme une zone très nette (phot. 9, pl. V); le *Caloplaca marina* est peu développé; le *Verrucaria Maura* s'observe sur une hauteur d'au moins 0,80 m. surtout aux expositions Nord ombragées où est également localisé le *Lichina confinis*, très commun dans tous les recoins abrités des rochers; enfin le *Lichina pygmœa*, localisé sur les parties relativement battues, occupe une bande de 0,50 m. à 0,60 m. de hauteur (phot. 8, pl. IV). Plus loin les rochers exposés au midi et très altérés par l'érosion ne portent presque aucun Lichen. Il en est de même sur les hautes falaises qui tombent à pic dans la mer jusqu'au Cap Espichel, autant que, de loin, nous avons pu nous en rendre compte.

Les diverses zones lichéniques sont également très bien représentées de l'autre côté de Cezimbra, dans la direction de la Serra da Arrábida surtout lorsque les rochers éboulés de la falaise sont suffisamment gros pour ne pas être déplacés par la mer et pour que les Lichens aient ainsi le temps de s'y développer. Les Lichens orangés sont assez épars, réfugiés dans les fentes ombragées des rochers; par contre, *Verrucaria Maura* et *Lichina pygmœa* sont fréquents, tandis que *Lichina confinis* est moins abondant. Presque tout de suite au-delà, la serra se termine dans l'Océan par de hautes falaises abruptes paraissant ne porter

aucune végétation (1). Sur toutes ces côtes, les zones de Lichens sont donc bien représentées pourvu que les rochers ne tombent pas à pic dans la mer, ce qui est le cas le plus fréquent ou que la côte ne soit pas sableuse.

Auprès de Setúbal, les diverses zones de Lichens sont en général bien développées sur les rochers en bordure de l'embouchure du Sado, dans la direction d'Outão, tant en raison de l'exposition à l'E.-S.-E. de la côte qui se trouve, de ce fait, relativement peu ensoleillée, que de la rugosité de la roche qui est très favorable à l'établissement des Lichens. Pourtant près de Setúbal, on ne voit d'abord que le seul *Lichina pygmœa* (déjà récolté en cette localité par DAVEAU, puis par le R. P. CORDEIRO), qui forme, tout le long du littoral, une zone très régulière, de 1 m. de hauteur environ, où se développe aussi en abondance *Rivularia bullata*. Au-dessus la brèche, qui forme les falaises, tombe à pic dans la mer et ne porte aucun lichen. Mais, plus loin, celle-ci est très découpée: et, sur les versants exposés au N.-N. E., du côté opposé au large, apparaissent *Xanthoria parietina* et *Caloplaca marina* souvent mélangés et formant une ceinture orangée d'environ 0,80 m. de hauteur. En-dessous *Verrucaria Maura* constitue également une zone présentant la même élévation. Quant au *Lichina confinis*, il n'existe que par place: et sa zone est très irrégulière.

En résumé les diverses zones de Lichens sont ici presque aussi bien développées que dans le Nord du Portugal, tant à la faveur de l'exposition à l'Est de la côte ainsi relativement peu ensoleillée, que de la rugosité des rochers qui est très favorable à l'établissement de ces Végétaux. C'est ainsi que le *Xanthoria parietina* forme avec le *Caloplaca marina*, lorsqu'il existe, une ceinture orangée d'en-

(1) On sait par contre que, sur les flancs de la Serra da Arrábida, on peut observer le maquis arborescent le plus surprenant qu'il y ait en Europe, au dire de CHODAT qui l'a exploré en 1908 et en a publié une description saisissante. Il y voit «le dernier vestige d'une forêt préglaciaire sud-européenne.» R. CHODAT. — Excursions botaniques en Espagne et au Portugal. *(Bull. Soc. Bot. de Genève,* 2ème Sér., Vol. 1, p. 13-180, 50 fig. et 2 pl.) avec remarquables aquarelles de l'auteur représentant le Cabo da Roca et la garrigue du Cap de Santo António.

viron 0,80 m. de hauteur. De même *Verrucaria Maura* forme une zone qui est au moins aussi large. *Lichina confinis* est moins abondant en général: et nous n'avons pu mesurer avec précision la hauteur qu'il peut occuper. Enfin *Lichina pygmœa* forme une ceinture dont la largeur varie entre 0,50 m. et 1 m. On voit qu'ici la hauteur de ces diverses zones est relativement faible: le littoral étant moins battu qu'ailleurs.

CAP ST VINCENT ET PRESQU'ILE DE SAGRES

Au-delà de Setúbal, le littoral est de nouveau entièrement sableux jusqu'au Cap de Sines (23 m. d'altitude) formé de roches éruptives ou métamorphiques (fig. 1). Nous n'avons malheureusement pas pu l'explorer. Nous le regrettons d'autant plus que M. ZBYSZEWSKY a eû l'obligeance de nous faire voir des photographies qui montrent que cette station doit être très intéressante à visiter à cet égard. De même, nous avons dû négliger l'exploration des Pointes de Cavaleiro et de Atalaia situées plus au Sud et dont la flore aurait sans doute présenté des caractères intermédiaires entre celle des environs de Setúbal et la végétation que nous avons retrouvée à 170 km. à vol d'oiseau au Sud de la précédente, dans la région du Cap St Vincent et de la presqu'île de Sagres que nous avons explorés en détail du 30 Septembre au 5 Octobre 1932. C'est là, en effet, avec la presqu'île de Peniche le site maritime le plus grandiose de tout le Portugal (fig. 2). Il est tout-à-fait comparable, par sa situation avancée en mer, ainsi que par la hauteur et la découpure de ses falaises, à la presqu'île de Crozon, à l'extrêmité de la Bretagne française. Par contre sa structure géologique est toute différente. Le cap lui-même qui constitue la pointe extrême des côtes de l'Europe vers le S. W., est formé par une arête rocheuse de calcaire liasique d'une centaine de mètres de longueur, bordée de falaises de 60 m. environ de hauteur qui plongent à pic dans l'Océan (phot. 2, pl. I). Elles sont complètement inaccessibles et paraissent, de loin, dépourvues de Lichens. De place en

place, la mer a creusé à leur pied un certain nombre de grottes et d'anfractuosités qu'on ne peut approcher qu'en bateau et par mer exceptionnellement calme: ce que nous n'avons pu faire. Leur flore, du reste, doit être assez pauvre: le littoral étant trop battu d'une manière presque constante par la houle atlantique. Plus en retrait, la côte est consti-

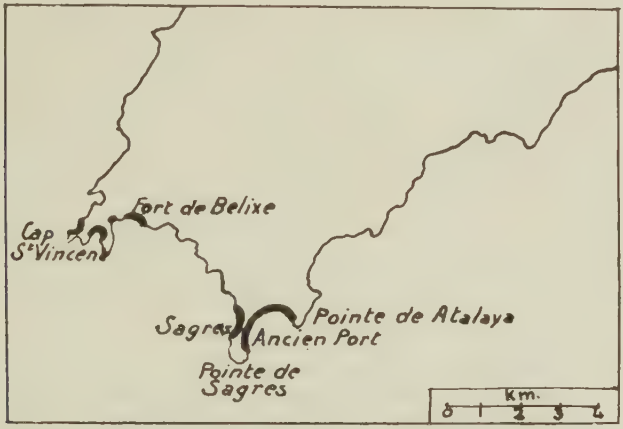


Fig. 2. — Carte de la région du Cap St Vincent. — Les diverses parties de la côte, où les zones de Lichens ont été explorées, sont indiquées par un trait noir foncé.

tuée de falaises élevées, formées de calcaires dolomitiques pourris et fortement altérés. A 6 km. à vol d'oiseau du Cap St Vincent, s'avance en mer, vers le Sud, le promontoire de Sagres formé d'un important bastion de calcaire lusitanien, long de 1 km. et large de 300 m., relié à la côte par un isthme très étroit et qui constitue un accident géographique presque aussi important que le cap lui-même. Toute cette région forme un plateau désertique élevé de 30 à 60 m. au-dessus de la mer où le rocher calcaire troué par l'érosion, mordu par les embruns et les agents atmosphériques, balayé par le vent du large dont aucun obstacle n'arrête la violence, est ainsi transformé en un vaste lapiaz dont la monotonie majestueuse n'est guère interrompue, de loin en loin, que par les tiges des Agaves ou les hautes cheminées, artistiquement sculptées, si caractéristiques des habitations très disséminées de cette partie de l'Algarve.

Là vit une flore très curieuse de plantes supérieures où dominent les tiges plaquées au sol du *Juniperus phœnicea*, et, plus loin de la côte, celles des Figuiers, et surtout les *Cistus ladaniferum* dont les feuilles sécrètent abondamment une huile essentielle qui rend leur surface luisante et glutineuse et dont le parfum embaume l'atmosphère à de grandes distances. Par beau temps, il est encore perceptible, comme nous l'avons constaté, à plusieurs milles en mer, au large des côtes. La plupart de ces végétaux sont profondément modifiés sous l'action du milieu et ont la forme de boules qui sont comme terpies au fond de toutes les anfractuosités du rocher (1). Presque partout ce plateau est limité, comme au Cap lui-même, par des hautes falaises inaccessibles qui plongent à pic dans la mer et semblent dépourvues de végétation. Toutefois dans quelques angles rentrants du littoral se trouvent de petites criques qui sont les seuls points où l'on puisse descendre jusqu'à la mer. La plus importante est celle qui est située à l'Est et à l'abri du promontoire de Sagres et en côté de laquelle se trouve même un petit port (fig. 2). Presque partout on retrouve, au fond de ces criques, la même disposition: la falaise abrupte et presque toujours alors dépourvue de végétation, s'est éboulée. Aussi voit-on à ses pieds un amoncellement de blocs rocheux parfois très volumineux sur lesquels on retrouve plus ou moins régulièrement les diverses zones de végétation marine (phot. 10, pl. V; 14, pl. VII et 16, pl. VIII).

Nous avons d'abord exploré le flanc Est de la presqu'île de Sagres. En ce point, la zone du *Xanthoria parietina* est peu fournie. Celle du *Caloplaca marina* est très dissociée, occupant une grande hauteur d'au moins 5 à 6 m. En dessous celle du *Verrucaria Maura* s'étend, au moins

(1) Les sortes de hérissons que forment les nombreuses touffes en boules de l'*Astragalus massiliensis* sont tout-à-fait caractéristiques à cet égard. Notons aussi, en raison de leur abondance, les tiges plaquées au sol de *Juniperus phœnicea* et, plus loin de la côte, des Figuiers. Toute cette partie du littoral a été visitée, en 1908, par CHODAT qui en a donné une description remarquable. *(Op. cit.*, p. 78-86). Voir aussi: Voyage d'études géobotaniques au Portugal. *Le Globe. Organe de la Soc. de Géograph. de Genève.* T. 52, 88 p. et 10 pl., 1913.

par place, sur 2 m. de hauteur, descendant jusqu'au contact de celle du *Lichina pygmœa* où elle pénètre même très légèrement. Cette espèce forme une zone très régulière d'environ 0,60 m. à 0,70 m. de hauteur sur les blocs éboulés de la falaise. Par contre là où les strates de la roche plongent directement dans la mer, ces deux dernières zones font défaut.

Sur le flanc Ouest de la presqu'île, les rochers supérieurs sont trop lisses et s'éboulent trop facilement pour que les zones supérieures de Lichens aient pu s'installer. Par contre *Verrucaria Maura* est bien développé sur les gros blocs tombés de la falaise où il se développe sur une hauteur plus considérable que sur le flanc Est, la côte étant bien moins ensoleillée. Par contre nous n'y avons vu ni *Lichina confinis*, ni *Lichina pygmœa:* la côte aspectée vers le large et rétrècie à cet endroit étant fortement battue. Plus loin, du reste, il n'y a plus aucun Lichen: autant du moins que nous ayions pu en juger à distance: car la falaise à pic, rongée en-dessous par la mer, est inabordable.

Nous avons ensuite exploré une des rares criques qui permette de descendre à la mer sur le flanc Nord du Cap St Vincent et qui doit son origine à une faille bien visible, même pour un géologue non spécialisé. Du côté E.-N. E. de cette crique, *Verrucaria Maura* est bien représenté et envahit toutes les aspérités de la roche qu'il recouvre sur une hauteur de 4 à 5 m. On remarque, en particulier, que les nombreux fossiles: Bélemnites et Polypiers qui se trouvent en relief à la surface de la roche sont ainsi électivement envahis par cette espèce: ce qui les fait ressortir en noir sur le fond sableux beaucoup plus clair (phot. 10, pl. V). C'est du reste sur le flanc W.-S. W. de cette crique que la flore est la plus riche. La zone du *Xanthoria parietina* est bien représentée: celle du *Caloplaca marina* est très dissociée, mais cependant bien visible: cette espèce, comme sur le littoral atlantique français, dore toutes les aspérités des grandes pointes rocheuses. En plus du *Verrucaria Maura*, on voit, réfugié aux points abrités, *Lichina confinis;* et, par place, *L. pygmœa.*

Nous avons également exploré une autre crique située

sous le Fort de Belixe, au Sud du Cap St Vincent. Sur le flanc W.-N. W., on ne trouve aucun Lichen sur la roche rongée en-dessous par la mer et qui s'éboule très facilement. Au contraire, à partir du fond de la crique et, surtout, sur son flanc Est, il y a des *Xanthoria* et surtout des *Caloplaca* très disjoints qui remontent jusqu'au sommet de la falaise, à 0,60 m. de hauteur. Puis en-dessous reparaît la zone du *Verrucaria Maura:* mais il n'y a aucun *Lichina*. Par contre, le *L. confinis* se retrouve au fond d'une petite crique très humide où il vit, réfugié au Nord, dans les endroits les plus abrités. On y voit aussi les ceintures de Lichens orangés.

Nous avons exploré pareillement une autre crique située toujours sur la côte Sud: mais plus loin du Cap. Les rochers du fond de cette anse sont trop éloignés de la mer, trop érodés ou trop ensablés et insolés ou à pic pour porter des Lichens. On y voit seulement çà et là, réfugié dans les fentes, *Verrucaria Maura*. Mais de part et d'autre, on rencontre de gros blocs rocheux éboulés de la falaise. Sur ceux qui sont aspectés à l'Est, du côté du Fort de Belixe, on ne trouve que *Verrucaria Maura* et *Lichina pygmœa*. Il en est de même aux points où la falaise tombe à pic dans la mer. Par contre, sur les rochers situés en face du côté de Sagres, et aspectés à l'Ouest, la flore est plus riche. On y trouve en abondance *Xanthoria parietina*, puis *Caloplaca marina* qui dore toutes les pointes, formant une véritable zone. Par contre *Verrucaria Maura* et *Lichina pygmœa* existent, mais d'une manière discontinue.

Mais c'est au fond de la crique située à l'Ouest, à la naissance du promontoire de Sagres et surtout de l'autre côté de ce promontoire, au Sud du Port de Sagres, que les zones de Lichens sont le mieux représentées: les côtes étant sensiblement plus abritées que le long du Promontoire et surtout du Cap.

Au fond de la crique et sur les rochers situés en face du flanc Est de la presqu'île de Sagres, la zone du *Xanthoria parietina* surmonte immédiatement celle du *Caloplaca marina* qui est relativement très nette, quoique ces deux espèces aient tendance à se mélanger. La zone du

Verrucaria Maura leur succède avec une hauteur d'environ 1,50 m. à 2 m. Il est du reste difficile de donner, aussi bien pour cette zone que pour les suivantes, des mesures précises. En effet la hauteur varie beaucoup avec l'exposition. C'est ainsi qu'au Nord, on peut rencontrer cette espèce sur 4 à 5 m. de hauteur. Mêlée à elle, au moins en partie, la zone du *Lichina confinis* est surtout bien représentée au Nord et aux points les plus abrités, sur la face des rochers opposés à l'Océan. Ce *Lichina* bien développé par place, faisant défaut en d'autres endroits, occupe une bande de 1,50 m. à 2 m. de hauteur (phot. 14, pl. VII). De plus on peut remarquer qu'ici son aspect est tout différent de celui qu'il présente aux environs de Viana do Castelo, dans le Nord du Portugal. (Comparer les photos 13 et 14, pl. VII). Alors que dans cette dernière localité sa végétation est sensiblement la même qu'en Bretagne, ici au contraire, il est beaucoup moins vigoureux. De plus les parties les plus âgées meurent progressivement: si bien que le Lichen continue à s'accroître par ses bords, tandis que la partie centrale a disparu. L'aspect devient alors le même que celui que prend exceptionnellement cette espèce lorsqu'elle se développe, en Bretagne, dans de mauvaises conditions. Il faut voir là l'effet d'une radiation solaire particulièrement intense et aussi l'action érosive des grains de sable qui, chassés par des vents violents, détruisent le thalle à la longue et enfin celle de la nature physique du substratum. Enfin lorsque les rochers s'avancent assez loin et assez profondément dans la mer, on voit apparaître la zone du *Lichina pygmœa*, formant une bande très caractéristique d'environ 0,60 m. de hauteur (phot. 16, pl. VIII). Le port de cette espèce présente des modifications analogues à celles que nous avons signalées pour le *L. confinis* et pour les mêmes raisons. Alors que dans le Nord du Portugal, cette espèce forme, sur les rochers, de grandes plaques noires caractéristiques, comme en Bretagne (phot. 15, pl. VIII), ici, au contraire, elle est beaucoup plus petite et disséminée çà et là en petits groupes épars de peu d'étendue (phot. 16, pl. VIII).

Comme nous l'avons déjà fait remarquer, ces diverses zones n'existent que sur les plus gros blocs rocheux éboulés

de la falaise qui sont suffisament stables pour que les Lichens puissent s'y installer. Au contraire, sur la falaise nue et à pic, seul point où on puisse l'aborder, on constate que le *Verrucaria Maura*, localisé sur les parois rocheuses les moins ensoleillées, ne forme plus alors de zone régulière, pas plus du reste que *L. pygmœa* représenté seulement par quelques thalles épars.

Il en est également ainsi sur les rochers situés au Sud du Port de Sagres. C'est même en ce point que les diverses zones de Lichens sont, sans doute, le mieux représentées. Celle du *Xanthoria parietina* n'existe que çà et là, réfugiée jusque sur les parois les plus élevées de la falaise exposées au Nord-Ouest. La zone du *Caloplaca marina* est disjointe et, par place, s'avance jusqu'au milieu des *Lichina confinis*. La zone du *Verrucaria Maura* est bien représentée sur une hauteur d'environ 1,80 m. ainsi que, par place, celle du *Lichina confinis* dont il est difficile de mesurer la hauteur: car elle est fort irrégulière. Enfin il existe une très belle zone de *Lichina pygmœa* de 0,40 à 0,50 d'élévation.

En résumé, on constate qu'au Cap St Vincent, les zones de Lichens sont beaucoup moins bien représentées que dans les stations plus septentrionales, en raison de l'insolation qui est ici très vive, de l'importance de l'abrasion marine qui détermine l'éboulement des falaises, quand elles ne tombent pas à pic dans l'Océan et sont alors dépourvues de toute végétation: et aussi de la nature de ces rochers très peu favorable, comme tous les calcaires secondaires, à l'établissement des Lichens. Ceux-ci vivent réfugiés sur les gros blocs rocheux éboulés des falaises, plus spécialement au fond des criques qui sont toujours forcément un peu moins battues. Les zones qu'ils forment sont alors très dissociées. Leurs thalles sont rabougris et présentent souvent un aspect différent de celui qu'ils offrent dans le Nord du Portugal ou en Bretagne. Enfin ces zones, comme dans tous les endroits battus, sont très irrégulières, elles empiètent les unes sur les autres et surtout elles peuvent remonter jusqu'au sommet des falaises à 60 m. de hauteur.

Fait curieux: ce sont les zones de Lichens orangés qui pourtant recherchent habituellement les expositions les plus

ensoleillées, du moins sous des latitudes plus septentrionales, qui sont ici les plus dissociées. Dans le cas, assez rare, où la zone du *Caloplaca marina* est plus ou moins régulière, elle mesure, au moins, 5 à 6 m. de hauteur. La zone du *Lichina confinis* est également très discontinue et s'étend sur 1,50 m. à 2 m. d'élévation. Les deux zones les plus fréquentes et les plus régulières sont celles du *Verrucaria Maura* qui ne fait guère défaut que sur des falaises complètement à pic: sa hauteur est généralement comprise entre 1 m., 50 et 5 m.: et, à un moindre degré, celle du *Lichina pygmœa* qui atteint facilement 0,70 m. d'élévation. Comme dans tous les endroits battus, la hauteur de ces zones est tres variable et parfois considérable (60 m.).

ENVIRONS DE LAGOS ET DE PRAIA DA ROCHA

Au-delà du Cap St Vincent, la côte qui jusque là était aspectée à l'Ouest, change de direction et, entre ce cap et la frontière espagnole, elle est désormais orientée au Midi. Cette exposition qui coïncide avec une augmentation très sensible de l'intensité de la radiation solaire consécutive à la latitude plus méridionale, est très défavorable au développement des ceintures de Lichens. De plus aux endroits où le littoral est rocheux, il est désormais constitué par des rochers miocènes à éléments friables et grossiers qui ne sont guère propices à la fixation des Lichens. Aussi la flore, pour cette double raison, est-elle particulièrement pauvre.

Nous avons d'abord pu visiter les environs de Lagos, du 16 au 18 Septembre 1932. Quoique cette localité ne soit guère située à plus de 30 km. à vol d'oiseau du Cap St Vincent, la flore en est toute différente pour les raisons que nous venons d'indiquer. Les falaises son constituées par des rochers très rugueux formés de débris de coquilles empilées où l'abrasion marine a ultérieurement déblayé des gouffres formés dans le calcaire, donnant ainsi naissance à une multitude de flaques, de grottes et d'arches d'une grande beauté naturelle où l'or roux des rochers se

mire, au milieu des jeux de lumière les plus étonnants, dans l'azur des flaques.

Le *Xanthoria parietina* ne se voit que près du Port et la zone du *Caloplaca marina* n'existe pas. La zone du *Verrucaria Maura* très discontinue, fait, elle aussi, souvent défaut, en particulier sur tous les rochers ensoleillés. Elle est surtout développée dans les grottes et les anfractuosités ombragées. C'est près de Lagos, sur quelques rochers exposés au Nord, qu'elle est la plus nette, occupant une bande de 0,40 m. à 0,50 m. et même 0,80 m. auprès du Phare de Ponta da Piedade. La zone du *Lichina confinis* n'existe pas. Quant à celle du *Lichina pygmœa* qui n'est pas continue, elle est tout de même fréquente, en particulier sur les points les plus battus où elle occupe une hauteur d'environ 0,40 m. Elle semble assez indifférente à l'exposition: et on la trouve aussi bien au Nord qu'au Sud.

De cette station, il faut rapprocher celle de Praia da Rocha que nous avons explorée le 28 Septembre 1932. On y trouve les mêmes rochers de miocène marin qu'à Lagos, comme eux profondément découpés par l'abrasion marine et formant des arches très pittoresques (phot. 6, pl. III). De plus, par p'ace, affleurent des sables rougeâtres pliocènes ravinés par l'érosion et analogues à ceux du Cap St Vincent.

Ici les zones du *Xanthoria parietina*, du *Caloplaca marina* et du *Lichina confinis* font localement défaut. *Verrucaria Maura* est assez bien développé, mais seulement par place: formant une zone moins constante et plus irrégulière qu'à Lagos: la roche étant encore plus friable et plus ensoleillée. Nous y avons cherché en vain le *Lichina pygmœa* que, nous l'avons su depuis en compulsant l'Herbier de la Faculté des Sciences de Lisbonne, MENDES y a récolté en Septembre 1915. Par contre nous avons très fréquemment observé à sa place, pourrait-on-dire, *Catenella Opuntia*, très développée à ce niveau: et, aux points les plus battus, une bande bien nette et assez étroite de Moules.

En résumé, tant à Lagos qu'à Praia da Rocha, aussi bien en raison de la friabilité de la roche que de l'intensité de la radiation solaire, les diverses zones de Lichens

sont très mal représentées. Les ceintures de Lichens orangés ont, pour ainsi dire, disparu: il en est de même du *Lichina confinis*. Seules subsistent les zones du *Verrucaria Maura* et du *Lichina pygmœa* qui n'occupent, du reste, qu'une hauteur assez faible (environ 0,40 m.) par suite du mode relativement abrité où elles se développent.

III.—COMPARAISON ENTRE LES ZONES DE LICHENS DES CÔTES DU PORTUGAL, DU MASSIF ARMORICAIN ET DU MAROC

Le principal objet de nos recherches était de voir ce que devenaient les zones de Lichens sur un littoral plus méridional que celui de la Bretagne sur lequel ont d'abord porté nos observations. Aussi nous paraît-il nécessaire de comparer maintenant la flore lichénique des côtes portugaises avec celle du Massif armoricain, au Nord; et du Maroc, au Sud.

Tout d'abord nous constatons que les diverses zones de Lichens sont beaucoup moins bien représentées sur les côtes portugaises que sur celles de la Bretagne. En général, elles sont, au Portugal, moins bien développées, moins constantes et moins riches en individus.

En particulier lorsqu'on descend vers le Sud du Portugal, on observe la dislocation et même la disparition progressive de la ceinture des Lichens orangés *(Xanthoria parietina* et *Caloplaca marina)* qui, cependant, fait curieux, recherchent les expositions ensoleillées sur les côtes bretonnes. Au contraire, la ceinture de Lichens noirs qui, du moins la plus élevée d'entre elles, formée par le *Verrucaria Maura*, est plutôt héliophobe, persistent, à l'exclusion toutefois du *Lichina confinis* qui, lui aussi est surtout bien développé en Bretagne aux expositions méridionales. Cette persistance s'explique sans doute précisément parce que de ces deux espèces, l'une: le *Verrucaria Maura* croissant à l'ombre, se trouve ainsi relativement protégée contre la radiation solaire directe; et l'autre: le *Lichina pygmœa*, qui est immergé obligatoirement deux fois par jour, est, de ce

fait, moins sensible, lui aussi au changement de climat. On sait, en effet, que le milieu marin est beaucoup plus constant que le milieu aérien.

Nous avons donc été ainsi tout naturellement ammené à nous demander ce que devenaient ces zones, encore plus au Sud, sur le littoral méridional de l'Espagne, ainsi qu'au Maroc.

Les intéressantes recherches de BUROLLET (1) et de WERNER (2) nous permettent d'abord de préciser que, sur les côtes méridionales d'Espagne, ces zones n'existent plus. WERNER pense, avec raison, qu'il faut expliquer cette disparition par l'exposition des rivages aux vents chauds et desséchants du Sud qui créent un climat local différent de celui du Maroc.

Là, en effet, on retrouve la zone du *Xanthoria parietina:* mais elle est très discontinue. Par contre celle du *Caloplaca marina* n'existe plus: cette espèce n'a même jamais été retrouvée dans ce pays par ces deux botanistes qui l'y ont certainement attentivement recherchée. On «arrive encore à situer» la zone du *Verrucaria Maura* qui, lorsqu'elle existe, forme une ceinture plus étroite que sur les côtes plus méridionales. La zone du *Lichina confinis* n'existe pas plus que celle du *Caloplaca marina.* Enfin la zone du *L. pygmœa* s'observe presque toujours dans le voisinage du *Fucus platycarpus* ou un peu au-dessus.

Ces résultats, comme on le voit, confirment pleinement nos observations sur la disparition des ceintures de Lichens héliophiles, en particulier du *Caloplaca marina* et du *Lichina confinis* sur le littoral portugais. De plus on voit que c'est sous une latitude encore plus méridionale que

---

(1) P.-A. BUROLLET. — Les horizons bionomiques supérieurs de la côte atlantique marocaine au Sud de Rabat. *Bull. de la Soc. des Sc. Nat. du Maroc,* T. XV et XVI, 1935-1936, 1 tiré-à-part, 61 p.

(2) R. G. WERNER. — Esquisse sur la répartition phytogéographique des Lichens océaniques du Maroc. *(Livre Jub. dédié au Pr Daniel,* 1 tiré-à-part, 12 p., 1936.) — Recherches phytogéographiques comparées sur la flore cryptogamique de l'Espagne méridionale et du Maroc. *Bull. de la Soc. des Sc. Nat. du Maroc,* T. XVII, p. 32-66, 1937.

celle du Maroc que les zones du *Verrucaria Maura* et du *Lichina pygmœa* cessent de pouvoir se développer.

IV — CONCLUSIONS

On peut résumer les principaux faits nouveaux qui résultent de nos observations de la manière suivante.

1.° Les diverses zones de Lichens se retrouvent sur les côtes du Portugal, mais leur répartition est différente suivant qu'on les observe au Nord ou au Sud de ce pays.

2.° Au Nord, entre la frontière espagnole et l'embouchure du Douro, le littoral granitique est très favorable à l'établissement des Lichens et la radiation solaire n'est pas encore trop intense. Aussi y retrouve-t-on les principales zones de végétation avec les mêmes caractères que sur les côtes atlantiques françaises.

3.° Au Sud, au contraire, les côtes présentent une constitution géologique toute différente, étant formées de pointes de calcaire jurassiques, crétacés ou miocènes, qui viennent, de place en place, interrompre la monotonie d'un littoral ordinairement lagunaire ou sableux. Aussi les zones de Lichens sont-elles beaucoup moins bien représentées, tant en raison de la nature de la roche très peu favorable à leur établissement, que par suite l'intensité beaucoup plus considérable de la radiation solaire.

4.° On voit ainsi se disloquer, puis disparaître, les zones du *Caloplaca marina* et du *Lichina confinis* que nous n'avons plus retrouvées au-delà du Cap St Vincent. La zone du *Xanthoria parietina*, elle même, devient très discontinue. Par contre, on constate la persistence des zones formées par le *Verrucaria Maura* et le *Lichina pygmœa* qui, d'après les travaux de BUROLLET et de WERNER, se retrouvent, du reste, sur les côtes du Maroc. C'est donc sous une latitude encore plus méridionale qu'elles doivent cesser de se développer.

5.° Ce sont les ceintures de Lichens qui se développent de préférence aux expositions ensoleillées, comme le *Xanthoria parietina*, le *Caloplaca marina* et le *Lichina*

confinis qui disparaissent les premières; au contraire les ceintures caractéristiques des expositions ombragées *(Verrucaria Maura)*, ou quotidiennement immergées *(Lichina pygmœa)* subsistent beaucoup plus longtemps dans les mêmes conditions.

6.° Ordinairement, du moins dans les endroits calmes, ces diverses zones de Lichens occupent, au Portugal, une hauteur moins considérable qu'en Bretagne: l'amplitude de la marée étant environ trois fois plus faible sur le littoral du Portugal que sur les côtes françaises de la Manche. Au contraire, dans les endroits battus, ces zones, comme toujours, peuvent se développer jusqu'à des hauteurs très considérables. C'est ainsi qu'on rencontre les zones du *Xanthoria parietina*, du *Caloplaca marina* et même du *Verrucaria Maura* jusqu'au sommet des falaises du Cap St Vincent à 60 m. d'altitude.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

Photo 1. Les falaises de calcaire néocomien, au-delà de Bôca do Inferno, dans la direction de Cabo Raso. On comprend que le développement des Lichens soit presque impossible sur ces rochers d'une trentaine de mètres de hauteur qui tombent à peu près verticalement dans la mer.— 24 Septembre 1931.

Photo 2. Les falaises et le Phare du Cap St Vincent. Cet éperon rocheux de 60 m. de hauteur est formé de calcaires liasiques qui plongent à pic dans l'Océan. Ils semblent à peu près totalement dépourvus de Lichens. Remarquer, au bas de la falaise, les grottes déblayées par l'abrasion marine. — 2 Octobre 1932.

1. — Les falaises entre Boca do Inferno et Cabo Raso.

Photos Ad. Davy de Virville

Bouan, Imp., Paris

2. — Le Cap Saint-Vincent.

PLANCHE II

Photo 3. Les falaises de calcaire jurassique, un peu au Nord du Cap Mondego. La route qui contourne l'escarpement peut servir d'échelle. On comprend que le développement de toute végétation est impossible sur ce sol mordu par l'érosion, brûlé par la radiation solaire et balayé par le vent du large. — 14 Septembre 1931.

Photo 4. Le sommet des falaises de calcaire liasique de la presqu'île de Peniche. Remarquer, entre les strates, les trous par où l'eau de mer comprimée lors du déferlement des vagues pénètre dans le rocher pour en ressortir plus haut, çà et là, irrègulèriement à l'état de vapeur. La falaise semble alors fumer comme un vulcan. Elle s'éboule trop facilement pour que les Lichens puissent s'y établir. — 20 Septembre 1931.

3. — Les falaises du Cap Mondego.

Photos Ad. Davy de Virville Bouan, Imp., Paris

4. — Les falaises de la Presqu'île de Peniche.

PLANCHE III

Photo 5. Les vagues rebondissant à plus de 20 m. de hauteur sur les falaises de calcaire liasique, au N. W. de la presqu'île de Peniche. La violence de la houle qui vient presque constamment se briser ainsi contre ces rochers, rend impossible le développement de toute végétation. — 21 Septembre 1933.

Photo 6. Les rochers de Miocène marin à Praia da Rocha. Ces calcaires très tendres, analogues à ceux de Lagos, ont été creusés de gouffres que la mer a ultérieurememat déblayés, donnant ainsi naissance à un nombre incroyable de grottes ou d'arches analogues à celles que l'on voit ici.— 28 Septembre 1932.

Photos Ad. Davy de Virville

5. — Vagues sur les falaises de Peniche.

Bouan, Imp., Paris

6. — Rochers littoraux, à Praia-da-Rocha.

PLANCHE IV

Photo 7. La zone du *Verrucaria Maura* sur les falaises de calcaire liasique qui bordent une petite crique au Sud de la presqu'île de Peniche. — 22 Septembre 1933.

Photo 8. La zone du *Verrucaria Maura* (en haut) et du *Lichina pygmœa* (en bas), sur les rochers de calcaire lusitanien, près du Phare du Forte do Cavalo, à Cezimbra. — 25 Septembre 1933.

7. — La zone du *Verrucaria Maura*, à Peniche.

Photos Ad. Davy de Virville

Bouan, Imp., Paris

8. — Les zones du *Verrucaria Maura* et du *Lichina pygmœa*, à Cezimbra.

SUR QUELQUES FUCACÉES DE LA CÔTE DU PORTUGAL ET LEUR RÉPARTITION

par

ROBERT LAMI
Assistant au Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris

DANS deux notes antérieures, nous avons déjà indiqué les grands traits de la répartition géographique des principales algues marines sur la côte portugaise. Cette côte comprend deux divisions principales, d'une part la côte atlantique proprement dite d'orientation générale Nord-Sud, entre l'embouchure du rio Minho et le cap Saint-Vincent, d'autre part la côte Sud de l'Algarve, partie Nord du golfe de Gibraltar, entre le cap Saint-Vincent et l'embouchure du rio Guadiana, d'orientation générale Ouest-Est, dont les caractères océanographiques, plus homogènes que ceux de la côte atlantique, sont bien différents.

La côte atlantique portugaise s'étend sur près de 5 degrés de latitude (37° N à 41,50° N). Elle comporte des parties rocheuses séparées par des régions sableuses étendues constituant des obstacles à l'extension des algues pour lesquelles un substratum solide est nécessaire. En ce qui concerne les caractères océanographiques de ce littoral, cette partie de la côte, soumise directement à l'action des vents forts et fréquents du secteur Ouest et à celle des houles provenant de l'Atlantique, appartient au mode battu de DE BEAUCHAMP. Seuls des estuaires peu nombreux, mais bien développés, et de rares baies, quelque peu protégées par des caps, sont les parties du littoral appartenant au mode abrité. La salinité y est un peu plus élevée dans la partie sud, ainsi que la température de l'eau. En outre, au Nord la côte du Minho s'apparente, en ce qui concerne la nébu-

losité, à la Galice espagnole. L'éclairement moyen y est plus faible que sur le restant méridional de la côte et l'état hygrométrique de l'air plus élevé.

Ce sont les valeurs absolues de la salinité, de la température, de l'humidité de l'air, et de l'éclairement et leurs variations, relativement importantes et rapides en égard à la longueur de cette côte, qui y localisent la limite méridionale de l'aire de plusieurs espèces nordiques.

Parmi les Fucacées septentrionales dont la limite sud de l'extension se situe sur la côte atlantique portugaise, *Pelvetia canaliculata* (L.) Dcn. et Thur., que nous étudions plus loin, s'arrête avant le Tage. *Ascophyllum nodosum* Le Jol., s'étend moins loin et ne dépasse pas le Lima.

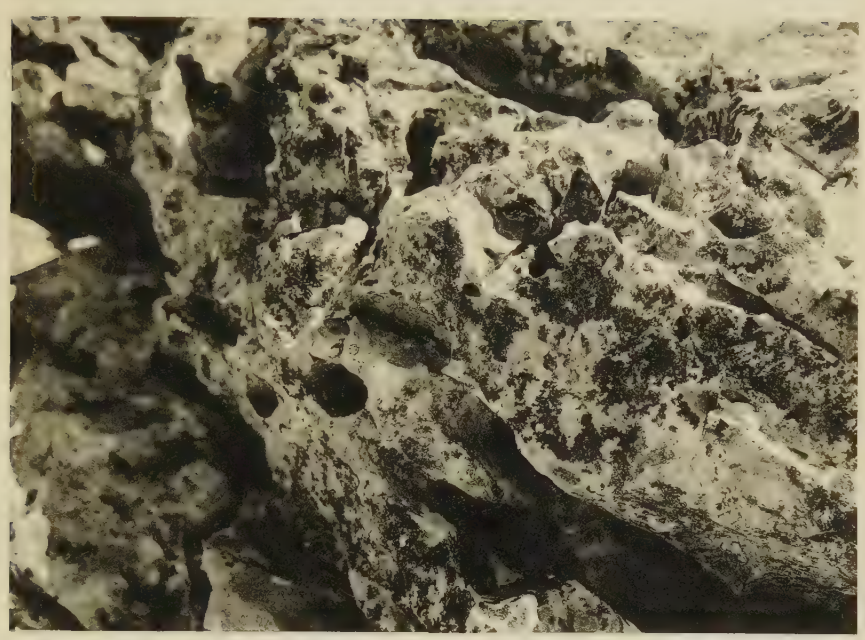
Nous n'avons observé personnellement *Himanthalia lorea* Lyngb., en place, que dans l'avant-port de Leixões et sur la roche Leixão Grande actuellement détruite par l'agrandissement du port. Plus au Sud, elle existe probablement à l'embouchure du rio Mondego, puis, d'après les échantillons de l'herbier de l'Institut Botanique de Lisbonne, à S. Martinho et à l'entrée du Tage maritime, localité où nous n'avons pu la retrouver en place et qu'elle ne semble pas dépasser vers le Sud.

Fucus platycarpus L. forme *typica* se rencontre partout en plus ou moins grande abondance et, contrairement à ce que l'on observe sur les côtes de France où il n'occupe que la partie supérieure de la zone des Fucacées littorales, sur la côte portugaise il occupe souvent à lui seul toute cette zone et il y supporte une agitation de l'eau bien plus grande que sur les côtes françaises ou anglaises. Par contre, *Fucus vesiculosus*, type ou variétés, ne coexiste avec le *Fucus platycarpus* que sur la côte du Minho; plus au Sud, il se réfugie dans les estuaires ainsi que, d'après G. MANGENOT, il le fait au Maroc, où la limite de son extension doit être cherchée. Des formes variées, fixées ou non, de *Fucus* affines à *F. lutarius* Kütz et à *F. axillaris* J. Ag., sont communes dans les lagunes et les régions vaseuses des estuaires. Elles y présentent des variations désordonnées qui en rendent la détermination fort délicate. Des formes analo-

PLANCHE V

Photo 9. La zone du *Xanthoria parietina* sur les rochers érodés de calcaire lusitanien, près du Phare du Forte do Cavalo, à Cezimbra. — 25 Septembre 1933.

Photo 10. *Verrucaria Maura* localisé sur toutes les aspérités du calcaire liasique et, en particulier, sur les fossiles épars à la surface de cette roche. Remarquer, à droite, la Bélemnite qui se trouve ainsi dessinée en noir sur le fond blanc plus friable de la roche. Entre les *Verrucaria*, dans les trous creusés par l'érosion: du sable. — Au Nord du Cap St Vincent, au bas d'une crique, 1er Octobre 1932.



9. — La zone du *Xanthoria parietina*, près de Cezimbra.

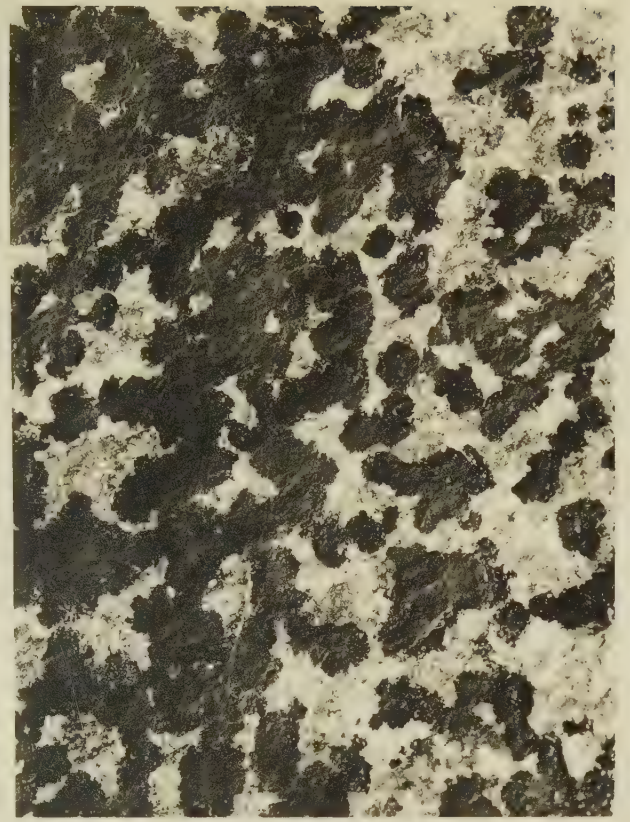
Photos Ad. Davy de Virville Bouan, Imp., Paris

10. — *Verrucaria Maura* sur les fossiles et les aspérités du rocher au Cap Saint-Vincent.

PLANCHE VI

Photo 11. Thalles épars de *Verrucaria Maura* sur une bloc rocheux granitique, et, entre les *Verrucaria: Caloplaca marina*. — Moledo do Minho, 13 Octobre 1931.

Photo 12.— Rochers de calcaire jurassique sur lesquels les touffes de *Lichina confinis* réfugiées dans toutes les anfractuosités des strates, seuls points où elles peuvent se fixer, forment une zone de 2 à 3 m. de hauteur. — Un peu au Sud du Cap Mondego, 14 Septembre 1931.



Photos Ad. Davy de Virville

11. — *Verrucaria Maura* et *Caloplaca marina*,
à Moledo-do-Minho.

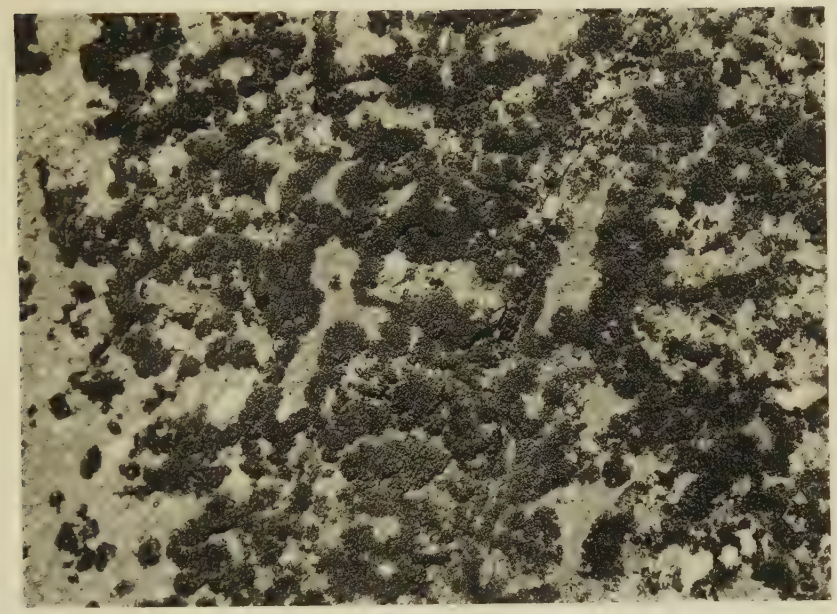
Bouan, Imp., Paris

12. — La zone du *Lichina confinis*,
au Cap Mondego.

PLANCHE VII

Photo 13. La zone du *Lichina confinis* entre le Port et le Phare de Leixões, au Nord du Portugal, sur les rochers granitiques. Le lichen a ici le même aspect que sur les côtes du Massif armoricain. — 29 Septembre 1931.

Photo 14. La zone du *Lichina confinis* au pied des falaises lusitaniennes, près du Cap St Vincent, dans l'anse, entre les Pointes de Sagres et de Atalaia, 3 Octobre 1932. — Les thalles disloqués du lichen dont le bord seul est encore vivant, ont un aspect tout différent de celui qu'ils présentent sur les côtes Nord du Portugal. Comparer avec la photo ci-dessus).



13. — La zone du *Lichina confinis* au Nord du Portugal.

Photos Ad. Davy de Virville

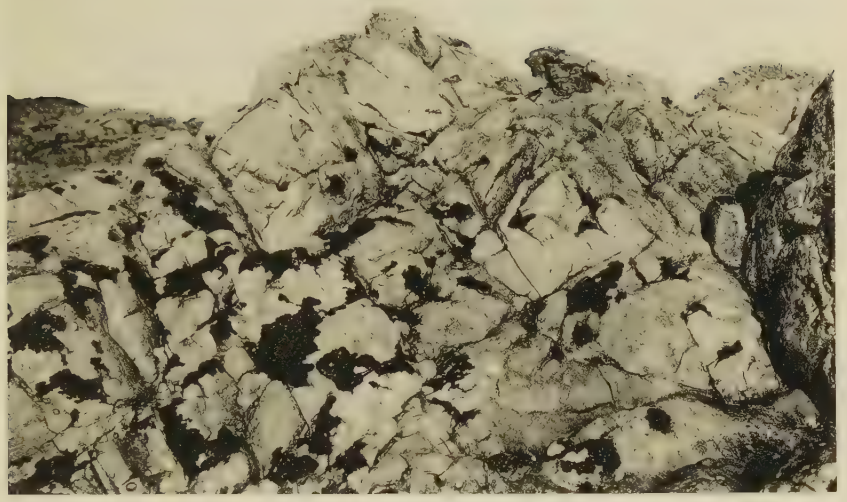
Bouan, Imp., Paris

14. — La zone du *Lichina confinis* au Sud du Portugal.

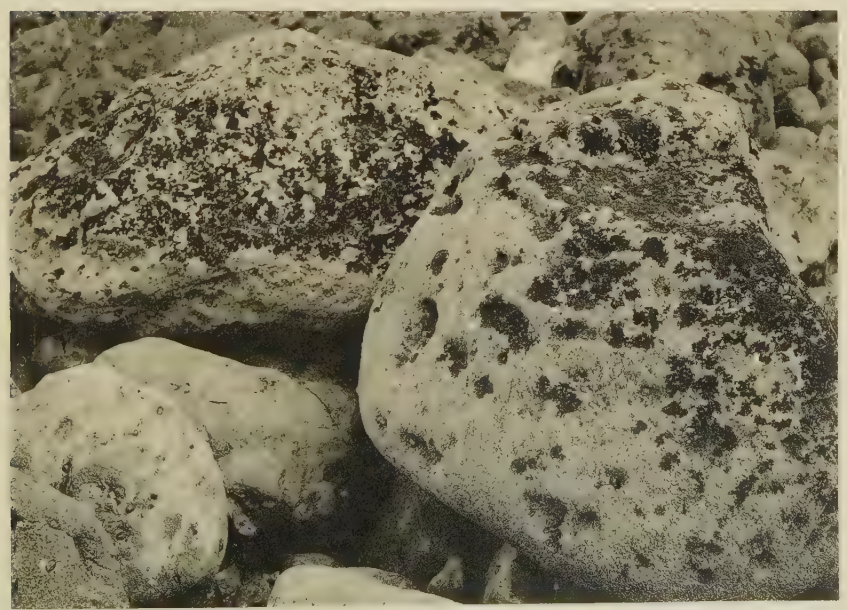
PLANCHE VIII

Photo 15. La zone du *Lichina pygmœa* dans le Nord du Portugal sur un gros rocher granitique battu, entre Viana do Castelo et le Vieux Fort, 9 Septembre 1931. — Le lichen a ici le même aspect que sur les côtes du Massif armoricain.

Photo 16. La zone du *Lichina pygmœa* dans le Sud du Portugal, sur les gros blocs de calcaire lusitanien éboulé des falaises, près du Cap St Vincent, entre les Pointes de Sagres et de Atalaia, 3 Octobre 1932. — Ici également les thalles plus petits et plus épars du Lichen ont un aspect tout différent de celui qu'ils présentent sur les côtes Nord du Portugal et surtout sur celles du Massif armoricain. (Comparer avec la photo ci-dessus).



15. — La zone du *Lichina pygmæa* au Nord du Portugal.



Photos Ad. Davy de Virville Bouan, Imp., Paris

16. — La zone du *Lichina pygmæa* au Sud du Portugal.

gues se rencontrent plus au Sud, dans de semblables conditions écologiques, jusqu'au Maroc.

Fucus serratus L. est aussi une Fucacée nordique dont l'aire s'étend depuis la Norvège, l'Ecosse et l'entrée de la Baltique, jusqu'au Nord du Portugal. Nous ne l'avons rencontré qu'aux environs de Viana do Castelo, assez commun, en petits individus voisins de la f. *minor* déjà observée en Espagne, à Rivadeo, par C. SAUVAGEAU en 1895. G. HAMEL ne l'a pas rencontré dans les environs de Vigo et la station de Viana semble la plus méridionale pour cette espèce, la station de Cadix indiquée par DE TONI est probablement une erreur.

Toutes ces Fucacées présentent des formes et des variétés bien marquées et plus nombreuses que sur les côtes de France. Nous estimons que les conditions écologiques, trop extrêmes pour certaines espèces, provoquent l'apparition de formes diverses et même de variétés stables nouvelles. Nous décrirons ci-après quelques-unes d'entre elles.

Pelvetia canaliculata (L.) Dcn. et Thur.

var. **acutilobata** nov. var. et f. **interposita** n. f.

L'aire de répartition du *Pelvetia canaliculata*, qui ne peut vivre dans les endroits trop battus, s'étend de l'Atlantique Nord (Baie de Baffin, Groenland, Foeroé) jusqu'au littoral atlantique du Portugal où semble se trouver la limite sud de son extension.

Nous avons rencontré des individus de la forme type de l'espèce sur toutes les roches abritées de la côte entre l'embouchure du Minho et celle du Lima. Vers le Sud, il devient plus sporadique, tant à cause du manque de roches abritées que de la présence d'espaces sableux où il ne peut se fixer. Nous l'avons récolté à Leixões, en dedans du môle, et M. J. DE BARROS nous en a communiqué des exemplaires rencontrés par lui dans la baie abritée de S. Martinho do Porto. La station des Iles Berlengas, indiquée par DAVEAU et par DE BARROS, nous semble douteuse; les quelques échantillons de cette localité que nous avons pu voir n'étaient

que des individus non mamilleux de *Gigartina mamillosa* J. Ag.

Il est fort peu probable qu'il existe plus au Sud, bien que dans l'herbier de BORY DE SAINT-VINCENT existent deux échantillons de BEDEAU (1830) portant «*rarement rejeté à la côte de Cadix*» alors que d'autres échantillons, d'origine bretonne, du même herbier portent «*inconnu sur celles* (côtes) *des environs de Cadix*». Cette espèce ne figure pas dans le catalogue des algues du Maroc par GATTEFOSSÉ et WERNER, ni dans la liste de celles étudiées par RAPHÉLIS.

Le type de l'espèce existe, plus ou moins abondant, dans toutes ces localités mais, dans la région de Viana do Castelo, une variété bien caractérisée est dominante et, çà

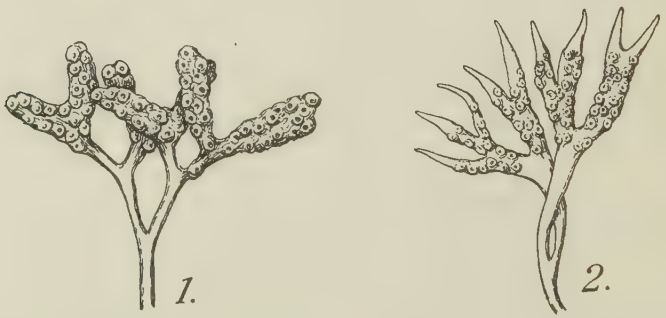


Fig. 1. — Extrémité fertile de *Pelvetia canaliculata* var. *typica*, de la Manche (Ile Chausey).

Fig. 2. — Extrémité fertile de *Pelvetia canaliculata* var. *acutilobata* nob., de Viana do Castelo. (Ces deux figures de grandeur naturelle).

et là, est souvent seule. Non encore décrite, nous pensons devoir la figurer et la signaler sous le nom d'*acutilobata*.

Pelvetia canaliculata var. *acutilobata* nob. diffère de la forme type par la terminaison en pointe effilée des extrémités, fertiles ou non, du thalle, extrémités simples bi- ou trifides. Les extrémités fertiles ne constituent pas des réceptacles obtus, boursouflés et portant de nombreux conceptacles comme dans le type, ils sont au contraire plus ou moins aplatis et ne portent que relativement peu de conceptacles; la pointe qui les termine est généralement dépourvue

de tout conceptacle (fig. 1 et 2). Cette variété se rencontre aussi, en dehors du Portugal, sur la côte nord de la Péninsule; l'herbier THURET-BORNET en possède des exemplaires récoltés dans les Asturies, par DURIEU en 1835, et à la Corogne, par C. SAUVAGEAU en 1895.

Il peut arriver que la croissance terminale du thalle de cette espèce se continue après la différenciation des conceptacles et que, par suite, la partie du rameau déjà différenciée en réceptacle devienne intercalaire. Cette forme, que nous n'avons jamais rencontrée que dans des échantillons de la région du Minho, où elle n'est pas rare, avait déjà été rencontrée non loin de là, en Galice, par G. HAMEL, en 1927. Nous la signalons ici sous le nom de forme *interposita* nov. f. Après la différenciation d'un tel réceptacle intercalaire, l'extrémité végétative peut se diviser et même produire à ses extrémités de nouveaux réceptacles (fig. 1, Pl. I). Nous avons même observé un exemplaire présentant trois réceptacles successifs. Cette forme doit trouver son origine dans une perturbation de la croissance et est sans doute d'origine écologique. Elle ne paraît cependant pas produite par les conditions d'une année exceptionnelle, l'ayant rencontrée, tout aussi commune, pendant les deux séjours que nous avons faits en automne à Viana do Castelo.

Ascophyllum nodosum (L.) le Jol.

var. **lusitanica** nov. var.

L'aire de l'*Ascophyllum nodosum* s'étend de l'Atlantique Nord (Groenland, Norvège, Foeroé, entrée de la Mer Baltique) jusqu'au Nord du Portugal.

Dans la partie Nord de son aire on rencontre des formes particulières de petite taille, f. *furcata* et f. *scorpioides*, non vésiculifères, à ramifications, dichotomiques, aux axes et rameaux subcylindriques. Ces formes sont d'eau quelque peu saumâtre et de localités plus ou moins vaseuses. Sur la plus grande partie de son aire, *Ascophyllum nodosum* est une grande plante atteignant plus d'un mètre de long, aux divisions de section ovale et portant de nombreuses et volumineuses vésicules. Ce type est aussi commun dans

les endroits assez abrités de la côte nord de la Péninsule ibérique.

Sur les rochers abrités de la rive droite de l'entrée du Lima, en avant du port de Viana do Castelo, sur la côte au Nord de cet estuaire, nous avons observé, en abondance dans la zone moyenne de la marée, une variété très particulière d'*Ascophyllum nodosum*. Du disque basal s'élève un petit nombre d'axes aplatis, relativement larges, atténués à la base et au sommet, aux rameaux régulièrement pennés, jamais dichotomes, très rarement munis, sur l'axe, d'une ou deux vésicules petites et très marginées. La longueur du thalle ne dépasse pas 30 centimètres et n'atteint généralement que 15 centimètres (Pl. I, fig. 2). Cette variété a été aussi rencontrée, par G. HAMEL, sur la rive espagnole du Minho, mais n'a pas été rencontrée plus au Nord, en Galice. Dans les herbiers du Laboratoire de Cryptogamie, aucune forme analogue ne figure. Il ne nous paraît pas que cette variété ne soit qu'une forme écologique du type de l'espèce, car les conditions du milieu sont trop voisines de celles où se rencontre la forme type. On pourrait, croyons-nous, la considérer presque comme une espèce distincte, mais, n'ayant pu en suivre la végétation aux différentes saisons, nous ne la signalerons ici que comme variété nouvelle, var. *lusitanica* nob., rappelant ainsi le pays où elle est la plus abondante.

Fucus vesiculosus L.,

var. **angustifolius** Turn. et var. **aestuarii** nov. var.

L'aire du *Fucus vesiculosus* L. et de ses variétés est fort étendue. Dans l'Atlantique, elle s'étend du Groenland et de la Norvège, jusqu'au Maroc et au Canaries. Ce *Fucus* se rencontre sur tout le littoral du Portugal, mais ses stations y sont quelque peu sporadiques et il n'y présente jamais une éxubérance végétative comparable à celle qu'il a en France ou en Angleterre. Dans le Nord du littoral portugais, entre le Minho et le Douro, il est fréquent sur la côte. Plus au Sud, il disparaît presque totalement de la côte ouverte et se localise dans les estuaires et les baies.

Sur la côte de l'Algarve, nous ne l'avons plus jamais rencontré sur la côte, mais, uniquement, sur les pierrailles et les ouvrages d'art, dans les lagunes et les estuaires. L'abandon de la côte et la localisation dans les estuaires par ce *Fucus* a été également signalé par G. MANGENOT pour la côte du Maroc.

Dans cette espèce, il a été signalé un nombre considérable de variétés, en dehors même des *Fucus* vasicoles qui nous paraissent spécifiquement différents. Rien que sur le petit littoral de la Belgique, J. KICKS en a décrit 27 variétés! A notre avis, dans le *Fucus vesiculosus* saxicole sont confondues plusieurs espèces différentes. Malheureusement de multiples formes de passage, dont le plus grand nombre sont probablement des hybrides, rend très incertaine la séparation de ces espèces qu'une étude chromosomique comparée pourrait faciliter.

De nombreuses variétés existent sur la côte portugaise que nous nous réservons d'étudier ultérieurement. Nous ne signalerons ici que deux d'entre elles résultant de variations assez opposées du type.

A Foz do Douro, sur la rive droite de l'entrée du fleuve, une digue de maçonnerie, puis de blocs de pierre entassés, s'avance dans la mer et porte une végétation de *Fucus* assez abondante sauf à l'extrémité trop battue. Dans cette station, la salinité varie, en octobre, suivant la marée, de 15,4 à 30,81 pour 1000. La dessalure que produit le Douro y est donc bien marquée.

Successivement on observe, en avançant sur cette digue, de petits *Fucus ceranoides* L., puis des *Fucus vesiculosus* L. normaux remplacés brusquement, vers le millieu de la digue par des *Fucus* nettement différents.

Ce *Fucus* robuste, de teinte foncée, atteint 25 à 30 centimètres; le port en est quelque peu dressé. Les divisions du thalle sont étroites (3 à 5 mm), relativement épaisses, avec une nervure relativement large mais peu marquée. La partie basale de la fronde, subfiliforme, plus mince que les divisions, le demeure jusqu'au isque de fixation. Les vésicules manquent. Les réceptacles terminaux simples ou bifides, sont étroits, allongés et acuminés. Ces plantes sont dioïques.

Ce *Fucus* correspond parfaitement à la description de la forme *angustifolius* Turner = *Fucus angustifolius* With. (non *Fucus angustifolius* Turn. qui est *Sargassum angustifolium* Ag.) et nous croyons devoir lui attribuer ce nom (Pl. II, fig. 1).

Cette variété nous paraît nettement différer de la var. *evesiculosus* Cotton des côtes françaises par l'épaisseur des ailes du thalle, par l'étroitesse constante de la partie basale de la fronde et par l'étroitesse plus marquée des réceptacles. Chez la var. *evesiculosus*, en effet, la base est toujours épaisse, conique, plus grosse que les premières divisions et la nervure est très marquée.

Sur les côtes portugaises, nous n'avons observé cette variété que dans cette station. Nous avons cependant rencontré dans l'Herbier général du Laboratoire de Cryptogamie des échantillons extrêmement voisins, et non nommés, récoltés par C. SAUVAGEAU près de San Vicente de la Barquera (Espagne) en 1896. Certains portent quelques rares vésicules, mais tous leurs autres caractères sont très semblables à ceux de Foz do Douro.

Pendant un séjour à Figueira da Foz, notre ami, M. TABORDA DE MORAIS avait bien voulu attirer notre attention sur le rev tement de *Fucus* qui garnit les quais du rio Mondego. Ce revètement qui, outre les *Fucus*, comprend principalement *Enteromorpha compressa* Grev. et dans le bas *Catenella Opuntia* Grev., y atteint une hauteur d'environ 1,35 m.; sa limite supérieure est à environ 30 cm. au-dessous du niveau moyen des marées de vive eau. A première vue, il semble composé d'une zone supérieure étroite de *Fucus* rappelant le port de *Fucus platycarpus* var. *limitaneus* et plus bas de *Fucus vesiculosus* L. malingres mais typiques. En septembre, dans cette station, nous avons observé une variation de la salinité suivant la marée de 27,28 à 18,61 pour 1000. La dessalure y est donc très marquée.

En réalité, la zone supérieure est composée de *Fucus* de petite taille (6 à 8 centimètres), ramifiés par dichotomie ou, quelquefois, presque flabellés; leurs divisions, relativement larges, sont minces et possèdent une nervure étroite

mais bien marquée. De rares individus possèdent une ou deux vésicules axillaires. Leurs réceptacles terminaux, simples ou bifides, sont relativement larges, peu renflés et non marginés. Ces plantes sont dioïques (Pl. II, fig. 2). Tous ces caractères les rapprochent de *Fucus vesiculosus*. Les *Fucus* situés plus bas présentent les mêmes caractères, sauf leur taille plus grande qui atteint 20 à 30 cm. et la présence de vésicules axillaires ou latérales moins rares, mais cependant pas aussi nombreuses que dans les formes d'eau tranquille du *F. vesiculosus* type. Ces *Fucus* diffèrent du *F. vesiculosus* type par leur taille plus exigüe, la minceur des ailes de leur thalle, la rareté de leurs vésicules, leur teinte plus noirâtre et enfin par leur localisation dans les estuaires ou les lagunes. Nous estimons légitime de les écarter du *Fucus vesiculosus*, sous le nom de var. *aestuarii*, tant à cause de leurs caractères morphologiques que de leur caractère physiologique qui les astreint à une localisation particulière.

C'est cette variété que nous avons observée le plus souvent dans les estuaires et les lagunes des côtes portugaises depuis le Mondego jusqu'à la Guadiana.

* * *

C'est avec émotion que, pour terminer ce travail, nous adressons un souvenir affectueux et reconnaisant à la mémoire du Professeur L. W. CARRISSO. Nous n'oublierons jamais la délicatesse et l'inlassable complaisance avec les quelles il nous fît faire la connaissance de son pays et les conseils si judicieux qu'il nous donna pour rendre plus fructueux nos séjours en Portugal.

Nous sommes heureux de pouvoir remercier aussi ici tous nos amis de l'Institut Botanique, M. M. les Professeurs A. FERNANDES, TABORDA DE MORAIS et A. MENDONÇA pour l'aide si amicale qu'ils nous ont apportée pendant nos séjours à Coimbra.

Nos remerciements vont aussi à tous les Portugais, éminents Professeurs ou simples marins, pour les nom-

breux services de tous ordres que, toujours et partout, ils nous ont aimablement rendus pendant nos séjours sur les côtes de leur beau pays.

BIBLIOGRAPHIE

J. JOSÉ DE BARROS. — Sociologia botânica. — *Thèse de Doctorat*, 1928.

M. COLMEIRO. — Enumeración de las Cryptogamas de España y Portugal. Part. II. — *Revista de progr. de las Ciencias*, T. XVI y XVII, 1867-68.

J. DAVEAU. — Excursion botanique aux Iles Berlengas e Farilhões. — *Bol. Soc. Geogr. de Lisboa*, 1884.

J. GATTEFOSSÉ et R. G. WERNER. — Catalogus Algarum Marocanorum adhuc cognitorum. — *Bull. Soc. Sc. Nat. du Maroc*, T. XV, 1935.

G. HAMEL. — Les Algues de Vigo. — *Rev. Algologique*, T. IV, 1929.

G. HAMEL et J. FELDMANN. — La répartition géographique des Fucacées et des Laminaires sur les côtes occidentales de la péninsule ibérique. — *C. R. Ac. Sc.*, 10 Déc. 1928.

J. KICKS. — Essai sur les variétés indigènes du *Fucus vesiculosus*. — *Bull. Acad. Roy. de Belgique*, T. XXIII, 1856.

ROB. LAMI. — Sur la répartition géographique de quelques algues marines dans la région nord des côtes du Portugal. — *C. R. Ac. Sc.*, 28 Déc. 1931.

—— Sur la végétation des Algues marines de la région sud des côtes du Portugal. — *C. R. Ac. Sc.*, 3 Juil. 1933.

G. MANGENOT. — Faits concernant la biologie de *Fucus vesiculosus* L. — *C. R. Soc. Biologie*, T. XCVI, 1937.

A. RAPHÉLIS. — Algues du Maroc récoltées par M. J. Gattefossé. — *Bull. Soc. Botan. de France*, T. XXXVI, 1929.

J. DE TONI. — Sylloge Algarum, Vol. III, 1895.

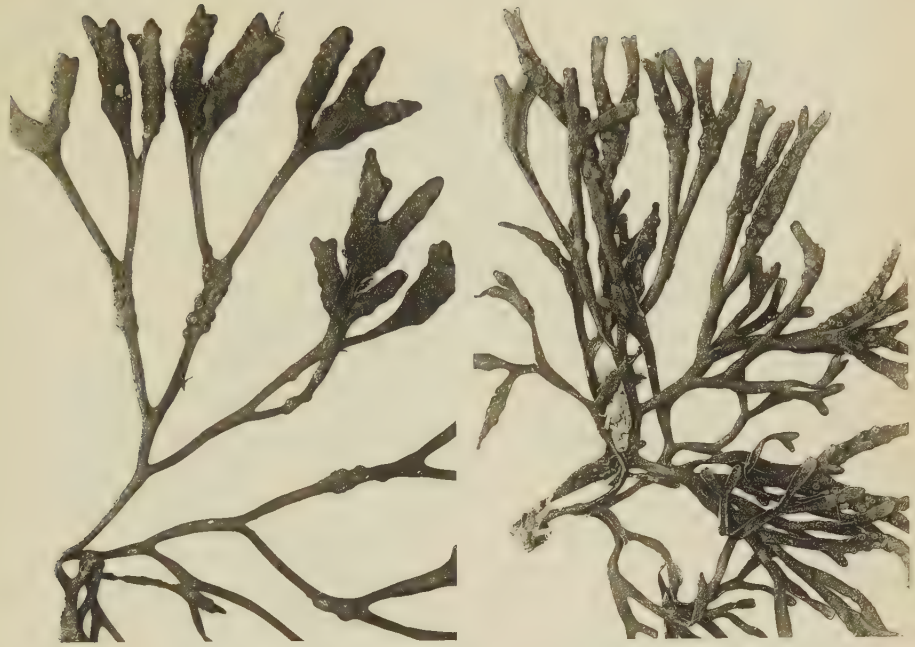


Fig. 1. — *Pelvetia canaliculata* (L.) Dec. et Thur. f. *interposita* n. f. — Leixoes.
(Légèrement grossi)

R. Lami, Phot. Bouan, Imp., Paris

Fig. 2. — *Ascophyllum nodosum* (L.) Le Jol. var *lusitanica* n. v. — Viana do Castelo.
(Réduit au 1/3)

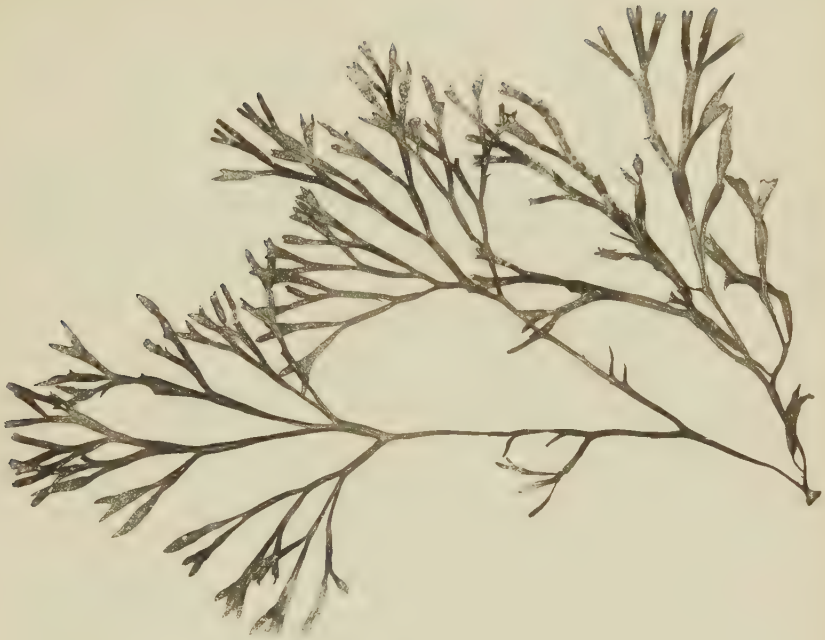


Fig. 1. — *Fucus vesiculosus* L. var *angustifolius* With. — Foz do Douro.
(Réduit au 1/3)

R. Lami, Phot. Bouan, Imp., Paris

Fig. 2. — *Fucus vesiculosus* L. f. *aestuarii* n. f. — Quai de Figueira da Foz.
(Réduit aux 2/3)

DIE WIRKUNG VON ROENTGENSTRAHLEN AUF DIE MEIOTISCHEN CHROMOSOMEN DER *VICIA FABA* L.

von

A. DE SOUSA DA CAMARA
(Estação Agronómica Nacional)

1. EINLEITUNG

DAS Grundproblem der Vererbungslehre ist, die Natur des Gens festzulegen und zu erforschen, auf welche Weise es seine Wirkung ausuebt oder inwieweit es zu dem Aufbau des Individuum beitraegt.

Man vermutet, dass man die Taetigkeit des Gens mit Hilfe der Kenntnis seines Aufbaus verstehen kann, und dass es moeglich ist, diesen Aufbau durch das genaue Bild der zu erforschenden chromosomischen Beschaffenheit festzustellen. Es ist deshalb verstaendlich, dass viele Biologen dieses Problem durch das Studium der chromosomischen Elemente, ihrer wechselseitigen Beziehungen, der Rueckwirkung ihrer Veraenderlichkeit auf das Individuum und der Reaktionen, die sie gewissen Behandlungen gegenueber zeigen, zu loesen suchen.

Nach den Darlegungen Mullers ueber die Transmutation des Gens, wurde ein so grosses Interesse, besonders fuer den Einfluss der Bestrahlung auf die Chromosomen erweckt, dass sich heute schon viele Elemente zur Erforschung des Erbfaktors angehaeuft haben; jedoch aller dieser Arbeiten und Beitraege zum Trotz ist man weit davon entfernt, den Aufbau und die Zusammensetzung des Gens zu kennen.

Um zur Kenntnis des Gens zu gelangen, ist es erforderlich, zunaechst das Chromosom genau zu erforschen.

Es scheint vor allen Dingen wichtig zu sein, die Veraenderungen nach einer Behandlung mit Roentgenstrahlen festzustellen, und zu untersuchen ob dieselben zu der Veraenderlichkeit des Gens parallel verlaufen oder nicht.

Die Versuche, die man zum Studium der quantitativen Analyse mit Hilfe der von Muller und seinen Nachfolgern angewandten Technik ueber den Positionseffect (Translokation und Segment-Austausch) oder ueber die eigenartigen Erscheinungen der Genvariabilitaet anstellte, haben zu den erfolgreichsten Resultaten gefuehrt. Die Arbeiten von STADLER (1930-32), TIMOFÉEFF-RESSOWSKY (1934-35 e 37) und MULLER (1928-34) — um nur einige anzufuehren—, haben den Verdienst, mit einem nicht zu unterschaetzenden Grad von Genauigkeit den Prozess der Genvariation darzulegen.

Die Schlussfolgerungen dieser Autoren sind von höcbstem Interesse, sodass die Bereitwilligkeit der Cytologen, mit allen verfuegbaren Mitteln die Wirkungen dieser Kraft auf die Cromosomen zu studieren, verständlich ist.

Heute schon ist es moeglich eine ziemlich grosse Anzahl von Arbeiten aus diesem Gebiet aufzuzaehlen, die wir GOODSPEED (1929), LEWITSKY (1931), MATHER STONE (1933), LEVAN (1935), RILLEY (1935) und MARSHAK (1937) verdanken. Was uns selbst anbelangt, so haben wir durch aufeinanderfolgende Arbeiten (CAMARA 1936, a, b, c, und 38) Beitraege ueber Fragmentationen, Translokationen und Spiralstrukturen veroeffentlicht, mit denen wir die Mechanik dieser Variationen und die Tragweite, die dieselben fuer das bessere Verstaendnis der Chromosomen haben koennen, zu erklaeren suchten.

In allen diesbezueglichen Arbeiten gibt es noch viele komplexe Fragen, und so scheint es erforderlich, dass die Cytologen nicht den Weg verlassen, der fuer die Genetiker zu so wichtigen Resultaten fuehren kann, indem sie weiter die durch die Roentgenstrahlen verursachten Variationen erforschen. Wir bringen deshalb noch einen Beitrag ueber das Resultat unserer Beobachtungen der Meiose von bestrahlten Pflanzen der *V. Faba*.

2. METHODEN

Wir haben Bluetenknospen von *V. Faba* mit Dosen von 64 kv. 5mA auf 30 cm. Entfernung ohne Filter waehrend Perioden von 15-20 Minuten bestrahlt.

Nach Verlauf von 24 Stunden, 2, 3, 4 und 5 Tagen wurden die Pollenmutterzellen nach Flemming fixiert. Es wurde die gewoehnliche Quetschmethode angewandt und immer mit Gentianviolett nach Newton gefaerbt. Obgleich Mather (1934) behauptet dass es nicht ratsam sei die Quetschmethode an *V. Faba* anzuwenden, sind wir mit dieser Methode sehr zufrieden gewesen (Foto 1).

Die Fixierungen der vorgeschrittenen Meta-und Anaphasen der ersten und zweiten Teilungen waren immer ordnungsgemaess. Dagegen liessen die Fixierungen in der Prophase viel zu wuenschen uebrig. Aber da das von uns vorgesehene Studium nur fortgeschrittene Phasen beruecksichtigen sollte, hielten wir es nicht fuer notwendig unsere Fixierungsmethode zu aendern.

3. BEOBACHTUNGEN

Man beobachtete wiederholt die hochinteressanten meiotischen Chromosomen von *Vicia Faba*. Da sie relativ gross und in den fortgeschrittenen Stadien leicht zu fixieren sind, ist es verstaendlich, dass sich die Cytologen seit langem mit dem Studium und den Erklaerungen ihrer verschiedenen Erscheinungen befasst haben.

Die somatischen Chromosomen haben gut bekannte Eigenschaften: 5 sind asymetrisch und von sehr aehnlicher Groesse, waehrend eines symetrisch, und mit einer sekundaeren Einschnuerung ausgestattet ist. (HEITZ 1928).

Das symetrische Chromosom ist groesser und wird mit *M* bezeichnet, die asymetrischen mit m 1, m 2, m3, m4 und m5.

Die Forscher MAEDA (1930), MATHER (1934), und SAX (1935) stellten fest, dass die Meiose normal verlaeuft. Es bilden sich 6 Bivalente (5 kleine mit einer veraenderlichen

Summe von Chiasmen, die nach Sax zwischen 10 und 18 schwankt und ein grosses, mit einer zwischen 5 und 11 schwankenden Chiasmatazahl).

Die verschiedenen Autoren geben uebrigens nicht die gleiche Zahl fuer die Chiasmata an. Wir glauben jedoch, dass diese Differenzen nicht wichtig sind, besonders weil die Milieubedingungen, in denen der Cytologe arbeitet, dieselben entscheidend beeinflussen koennen.

Mather hat z. B. folgende Mittelwerte der Chiasmata fuer jedes Bivalent gefunden:

fuer die Chromosomen	*m*	3,42
» » »	*M*	7,09

Sax hat fuer dieselben Chromosomen folgende Mittelwerte vorliegen:

fuer die Chromosomen	*m*	2,6
» » »	*M*	6,7

Bei unsern Zaehlungen, die wir in mehreren Jahren aus Neugierde machten, fanden wir die schwankenden Zahlen, die wir im folgenden wiedergeben:

	1. Zaehlung	2. Zaehlung.	3. Zaehlung
Chromosom: *m*	2,4	2,6	2,9
» *M*	6,5	6,9	7,02

Es handelt sich um Material von Vicia Faba, dass in sehr verschiedenen Zeitepochen gepflueckt wurde.

Die gelaeufige Verbindung ist interstizial. Jedoch haben die kleinen Chromosomen haeufig, nahe bei den Zentromeren, Terminalisierungen der Chromatiden.

4. BESTRAHLUNGSRESULTATE

Da sich das ganze Studium auf das Verhalten der Chromosomen in der Meta-und Anaphase der 1. und 2. Teilung stuetzt, ohne dass man, aus den schon dargelegten Gruenden, ausfuehrliche Betrachtungen der Veraenderun-

gen der Chromosomen in der Prophase anstellen konnte, muss ein Teil unserer Erklaerungen als Vermutungen betrachtet werden. Man muss daher die folgenden Ausfuehrungen mit Vorbehalt betrachten, da die Fixierungen es nicht zuliessen, die Pachytaen-und Diplotaenstadien eingehend zu studieren.

Viele Zellen, die 24 Stunden nach der Bestrahlung fixiert wurden, zeigten zahlreiche chromosomische Veraenderungen, so z. B. a) Fragmentationen, Translokationen,

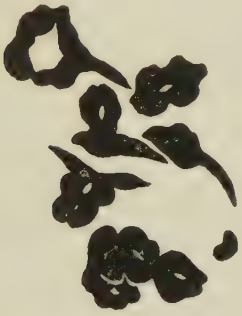


Abb. 1

Abb. 2

Segmentenaustausch und b) Polysonnien und Polyploidien.

Den groessten Eindruck machten auf den ersten Blick zweifellos die Fragmentationen. Da die Bivalenten sich im Allgemeinen in den Metaphasen mit grosser Regelmaessigkeit anordnen, faellt uns sofort das Vorhandensein der Fragmente auf. Unsere Zeichnung der Abb. 1 zeigt z. B. ein an die Peripherie geschleudertes Fragment. Die Fotos 2 und 5 zeigen aehnliche Faelle.

Nach aufmerksamer Betrachtung der verschiedenen Zellen sieht man tiefgehende Unregelmaessigkeiten, die oft Ausdruck einer komplizierten Neuordnung der Chromosomen sind. Man findet in den Abb. 1, 6 anormal aussehende Bivalente, an denen grosse Veraenderungen vorgegangen sein muessen. Besonders sonderbar ist das sich auf der Seite befindende Chromosom.

Man beobachtet haeufig Unregelmaessigkeiten (Abb. 2, 3 bis 11). Es ist auffaellig, dass man in der Abb. 2 noch 5 Bivalente findet, von denen zwei laenger als die anderen

sind. Wenn das erste, in der Mitte der Platte, das Chromosom *M* ist, so scheint das darunter liegende das Resultat einer *Verschmelzung* zu sein. Das Bivalent auf der linken

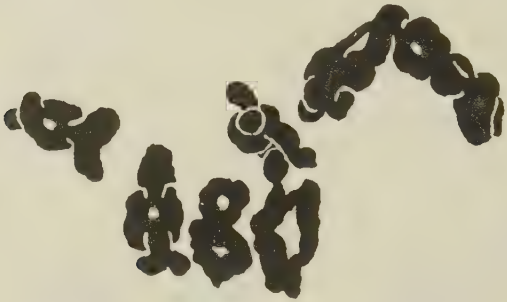


Abb. 3

Seite oben scheint auch einen Austausch mit einem andern zu bestaetigen.

An bestrahltem Material sind jedoch solche Beobachtungen nicht aussergewoehnlich. Abb. 4 stellt das Verschwin-

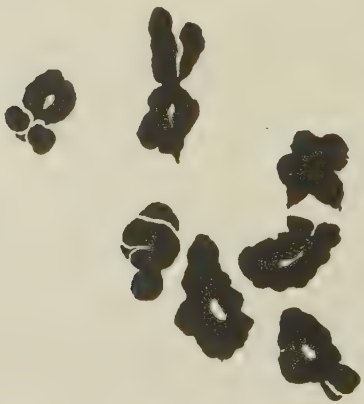


Abb. 4

den des Chromosoms *M* dar, oder besser, seine Fragmentation: Man sieht hier 7 Bivalente. Die durch die Bivalente veranschaulichte Gestalt ist sehr verschieden von den, fuer die Metaphasen der *V. Faba* typisch verschlungenen, Figuren, und zeigt Aenderungen in der Struktur. Das Biva-

lent ohne Zentromera auf der rechten Seite kann leicht dem Stueck des Chromosoms *M* nach dem Bruch zugeschrieben werden.

Die Bivalente auf Abb. 5 haben auch ein eigenartiges

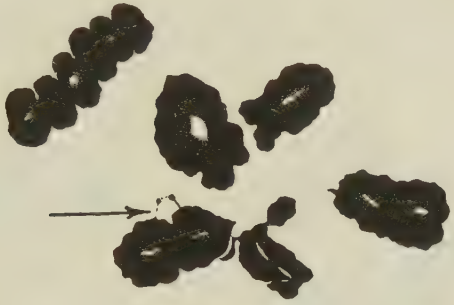


Abb. 5

Aussehen. Eins hat in der Naehe des Chiasmapunktes mit Fortsaetzen versehene Koepfe, die man niemals in den Kontrollversuchen beobachten konnte; ein anderes zeigt einen sehr feinen Faden mit zwei kleinen Schwellungen, von denen eine deutlich zu sehen ist; er verbindet zwei Zonen des Bivalents nach der einen und der andern Seite des Chiasmas.

Wir muessen an dieser Stelle betonen, dass die Verbin-

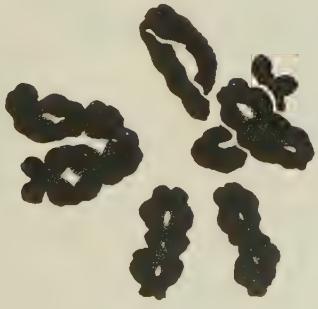


Abb. 6

dung vielleicht unbemerkt geblieben waere, wenn wir uns nicht gerade vorgenommen haetten, die kleinen Punkte im bestrahlten Material, die manchmal die Chromosomen verbinden, zu studieren, und die wir in einer frueheren

Arbeit dem Gen-Austausch zuschrieben (CAMARA 1936, b). Diese Erscheinungen sind fuer unsere Arbeit so wichtig, dass wir ihnen auf den Grund gingen.

Bei den weiteren Beobachtungen der Veraenderungen in der Metaphase kommen wir zu einem Bivalent mit nur einem Chiasmapunkt (Abb. 6). In der Abb. 7 und 8 sehen

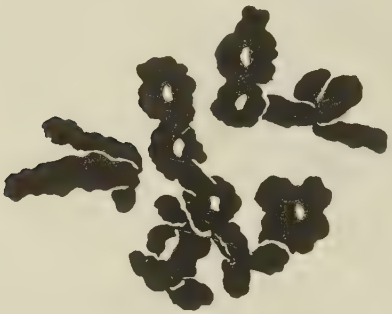


Abb. 7

Abb. 9

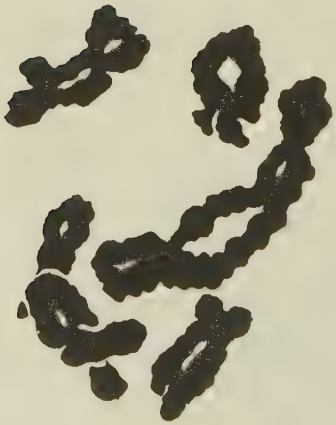


Abb. 8

Abb. 10

wir unregelmaessige Verbindungen der totalen Anzahl der Chiasmata, in Abb. 9 ein Bivalent, dass zwei mit Fortsaetzen versehene Koepfe hat, wie wir sie schon weiter oben erwaehnten, und in der Abb. 10 ein sehr seltsames Bivalent, das mit grosser Genauigkeit den Typ des asymetrischen Chromosoms wiedergibt, der nie bei Bivalenten der kleinen Chromosomen *m* beobachtet wurde. (Foto 9).

Mather hat sich in der schon erwaehnten Arbeit bemueht, die Haeufigkeit des Chiasmas in den bestrahlten Chromosomen zu studieren. Man merkt deutlich, dass er von den Arbeiten MAVOR und SVENSON (1923) und MULLER (1925), beeinflusst wurde, die zu dem Schluss kamen, dass die Behandlung mit Roentgenstrahlen die Haeufigkeit des «Crossing-Over»erhoeht. Er sucht dann fuer jene Resultate eine cytologische Grundlage.

Er untersuchte das Verhalten von 50 Zellen und fand, dass die Frequenz des Chiasmas in dem fixierten Material nach drei oder vier Tagen Bestrahlung ungefaehr dieselbe wie in den Kontrollversuchen blieb, dass sie jedoch nach längerer Behandlungszeit zunahm. Wir konnten die Resultate Mathers nicht bestaetigen. Wir haben manchmal, in denselben Zeitraeumen ein ebenso unerklaerliches Zurueckgehen der Chiasmatazahl, wie ein Anwachsen derselben bemerkt (Foto 3). Wir muessen noch berichten, dass wir

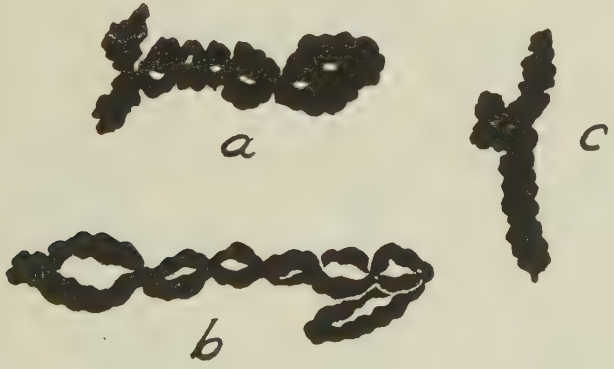


Abb. 11

einige hundert Zellen mit klaren Beispielen prueften, sodass an unsern Beobachtungen nicht gezweifelt werden kann.

Neben den Zellen, mit vollstaendig normalen *M* Chromosomen, (Abb. 11 a) beobachteten wir andere, die von einer unbekannten Kraft in die Laenge gezogen schienen (Abb. 11 b), oder die, in Stuecke gebrochen, ein vollstaendig ungewoehnliches Aussehen, manchmal sogar mit ungleichen Armen, zeigten. (Abb. 11 c).

Es wurden zahlreiche Strukturen, die durch die Verbindung zweier oder mehrerer Bivalente entstanden (Fotos 5 a; b), bemerkt, von denen zwei besonders interessant sind

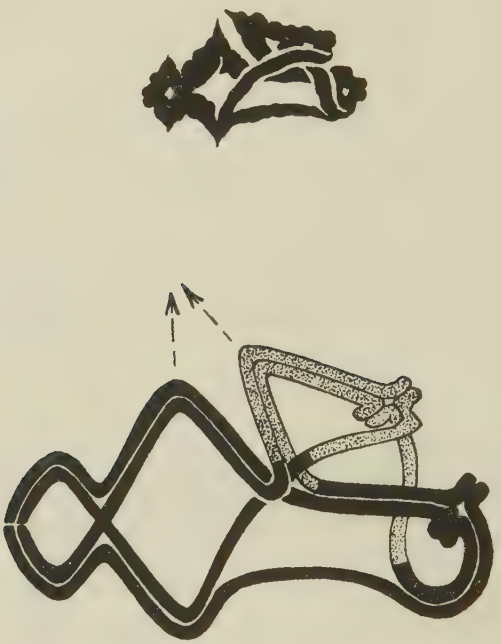


Abb. 12

(Abb. 12 und 13). In Abb. 12 sieht man oben die Tetravalente, so wie sie mit dem Zeichenapparat nachgezeichnet wurde, und unten die wahrscheinliche Erklaerung ihres Zustandekommens. Man konnte einen Segmentenaustausch zwischen den Chromosomen *M* und m feststellen, und dies verursachte ein eigenartiges Aussehen der 4 Chromatiden der beiden Chromosome in der betreffenden Zone.

Wir bemerkten jedoch, dass ausser diesem Segmentenaustausch noch eine neue Zusammensetzung des kleinen Chromosoms stattfand, in der das Zentromera in die Mitte seiner Laenge gebracht wurde.

Wir fanden noch ausser den genannten Anomalien Bivalente, die sehr dicke Koepfe, oder eine deutlich sichtbare

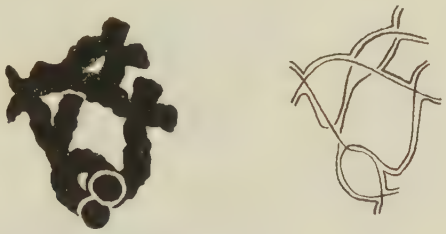


Abb. 13

Punktierung zeigten. Die Fotos 8 a, b zeigen, wenig vergroessert, die sich ueber die Laenge der Windung einer Schraube verteilenden Punkte. Wir nehmen an, dass es sich um eine Ausscheidungsanomalie der Matrixsubstanz handelt.

Wir sahen den eigenartigen Fall, wo ein Faden vom

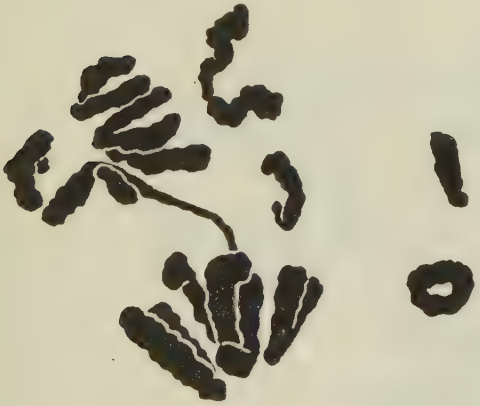


Abb. 14

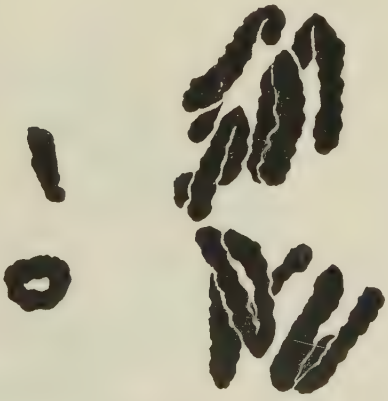


Abb. 15

Ende eines unregelmaessig gepaarten Bivalents durchbrach. (Fotos 6 a, b, c,). Wir stellten links den photographischen Apparat besonders auf das Ende des Chromosoms *M* ein. In seiner Naehe ist ein Trabant, und an der rechten Seite ragt der schraubenfoermige sehr zarte Faden,

den wir oben erwaehnten, aus dem Chromosom heraus. Darauf werden wir spaeter noch einmal zurueckkommen.

In den Anaphasen (Fotos 11, 12, 13, 15 und 16)

Abb. 16

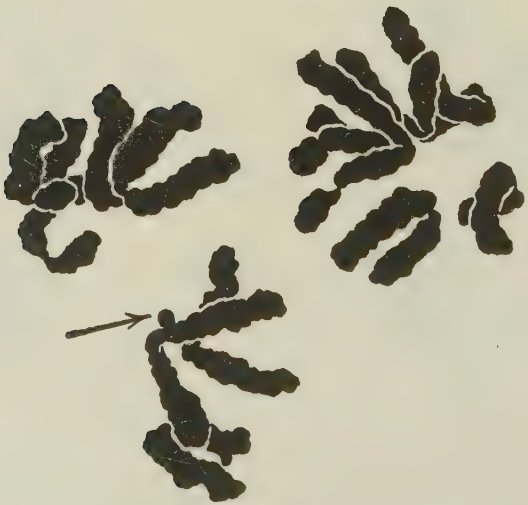


Abb. 17

fanden wir Anomalien, ebenso wie in den anaphasischen Bruecken, die aus den verschiedensten Gruenden in unserm Laboratorium studiert wurden (CAMARA, 1936, c. 38; AZEVEDO

COUTINHO, 1937) (Abb. 14, Fotos 11, 20, 22 und 26), dann auch in Fragmenten (Abb 15, Fotos 24, 26, 27, 28) und

Abb. 18

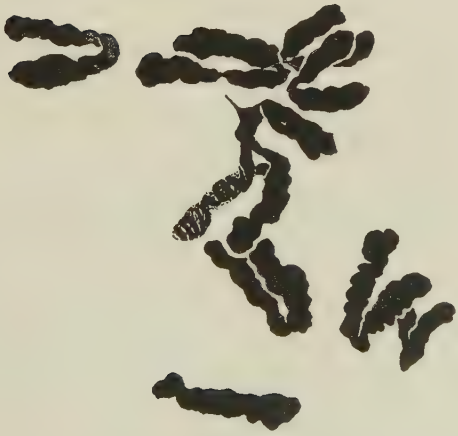


Abb. 19

in nachhinkenden Chromosomen (Foto 23) findet man anormale Erscheinungen.

Wir hatten Gelegenheit verschiedene Faelle von seitlichen Trabanten zu beobachten, wovon die Abb. 16 und 17 (Fotos 25) zwei Beispiele geben. Trotzdem einige

Genetiker KOSSIKOV und MULLER, (1935) an der Existenz dieser Trabanten zweifeln, konnten wir diese waehrend unserer Arbeit verschiedentlichst beobachten. Wir veroeffentlichten schon eine Arbeit ueber verzweigte Strukturen und denken,

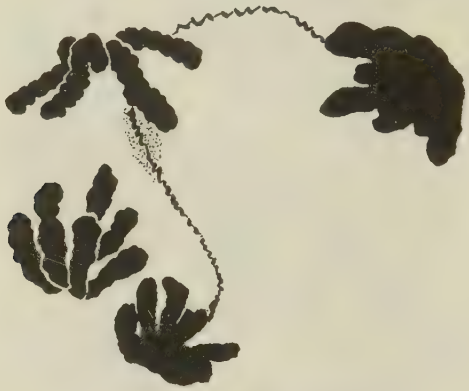


Abb. 20

dass durch ihr jetzt gefundenes deutliches Vorhandensein alle Zweifel ueber die Existenz solcher Strukturen behoben sein duerften (CAMARA, 1936, a).

Die Fragmente der Anaphasen haben sehr verschiedene Formen: manchmal sind sie wie Staebchen (Foto 17) oder gerollt und mit deutlicher Homologie an den aeussersten Enden (Fotos 24 und 27).

Einmal sahen wir verschiedene Risse in einem Chromosom und sogar einen sehr deutlichen Ausfall von Chromosomenstuecken (Abb. 18, Foto 28). Ein anderes Mal bemerkten wir, dass ein Chromosom mit einem andern verbunden war, was das Uebergehen von zwei verschmolzenen Chromosomen zum selben Pol, wie bei den obenerwaehnten Strukturen der Tetravalenten (Abb. 19, Foto 21), zu erklaeren vermag.

Man sah in den zweiten Anaphasen manchmal sehr deutliche Bruecken, die der ersten Teilung widerstanden (Abb. 20). Sie waren wie zarte, gewundene Gebilde und schienen ein Auseinanderziehen der Chromonemata, die eine Verschmelzung durchmachen, erlitten zu haben.

Auch in einigen unregelmaessigen Anaphasen wurde

die Spiralform bemerkt (Foto 13). Am Ende dieser Anaphasen fanden wir umherliegende Fragmente mit sehr unregelmaessigen Umrissen.

Anscheinend gehen die grossen Veraenderungen in den erster Stadien der Fixierungen nach 24 Stunden vor sich. Spaeter sieht man weder Fragmente, noch die sonst so haeufigen unregelmaessigen Dispositionen.

3. DISKUSSION

Die Ergebnisse der zahlreichen Arbeiten, die ueber Bestrahlung und Mutabilitaet veroeffentlicht worden sind, lassen vermuten, dass die Mutationen in allen Zellen, in allen Geweben und in jedem Entwicklungszustand eintreten können.

Hauptsaechlich bezieht sich die Frequenz der Mutationen auf die Genvariationen. Man erwarb durch die Bewertung des Genverhaltens so gruendliche Kenntnisse, dass diese zu den Richtlinien aller Forscher ueber die Wirkungen der Roentgenstrahlen auf die Chromosomen wurden.

Timofeeff-Ressovsky zeigt in seinem ausgezeichneten Buch «Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre» (1937) beim Gruppieren der Resultate seiner Arbeiten und derer, die auf demselben Gebiet forschen, wie man die Prozesse der Genvariation in der Jetztzeit auslegt, und wie man sie durch Bestrahlung mit Kurzwellen erzeugen kann.

Wir halten es jetzt fuer zweckmaessig den Prozentsatz der Veraenderungen festzustellen, die durch die Roentgenstrahlen verursacht wurden.

Diese Arbeit ist mit grossen Schwierigkeiten verbunden, wurde aber doch von MARSHAK (1937) in Angriff genommen. Er veroeffentlichte hochinteressantes Material zur Klaerung dieses Problems.

Wir zoegerten, uns mit dieser Feststellung zu beschaeftigen, da bis jetzt noch keine eindeutige, typische Variation gefunden wurde, die nicht mit andern zu verwechseln waere und so haeufig ist, dass man an ihr das relative Verhalten

der Chromosomen bei Behandlung mit verschieden intensiven Bestrahlungen feststellen koennte.

Man wandte bei den Arbeiten zur Letalerzeugung der *Drosophila melanogaster* die ClB — Methode von Müller an, und benutzte eine Serie, deren Chromosomen eine lange, den Letalzustand hervorrufende Inversion enthalten.

Diese Methode ist einfach und schnell.

Man kann natuerlich auch die ClB Methode kritisch betrachten und z. B. sagen, dass das vaeterliche, der Bestrahlung unterworfene X-Chromosom, verschiedene Ausfaelle von letal wirkenden Chromosomenstuecken erleiden kann; durch obenerwaehnten Prozess kann aber nur *ein* Ausfall entstehen. Da ferner die Bewertung mit Hilfe der letalen Wirkung, die durch sie hervorgerufen wird, gemacht wird, und da diese nicht nur Genen, sondern auch Ausfall von Chromosomenstuecken, Inversionen und Translokationen zugeschrieben werden kann, ist es moeglich, ein gleiches Ergebnis Variationen mit verschiedenen Eigenschaften zuzuschreiben, die vielleicht ein anderes Verhalten in Bezug auf die Bestrahlung zeigen. Es scheint also, dass der Prozess ein wenig ungenau ist. Man muss jedoch zugeben, dass die cytologische Beurteilung noch ungenauer sein muss, denn es gibt keine leicht zu beobachtende Variation, fuer die man typische Zahlen ihrer Frequenz feststellen koennte.

Marshak kommt in seinen Arbeiten ueber *Pisum sativum, Mus musculus. Vicia Faba* und *Lycopersicum esculentum* (1937) zu dem Schluss, dass die Haeufigkeit der durch Roentgenstrahlen verursachten Abaenderungen, von den Beobachtungen der Anaphase der Mitose abgeleitet, unabhaengig von der Wellenlaenge und direkt proportional zur Totallaenge der Chromonemata des somatischen Chromosoms ist. Dieser Forscher hat weiter festgestellt, dass die Groesse des Durchmessers der Chromonemata bei den genau studierten Arten gleich den Ausmassen ist, die man waehrend der Forschung ueber Difraktion der Roentgenstrahlen erlangte, und die als der Durchmesser eines Polypetiden oder eines Protaminmolekuels (10×10^{-8} cm), erkannt wurden.

Beide Schlussfolgerungen sind bestimmt wertvoll und werden andere Forscher veranlassen, in dieser Richtung weiterzuarbeiten. Es scheint uns im Moment nicht leicht, eine genaue Methode zur Feststellung der Frequenz der Variationen zu finden. Wir glaubten anfaenglich, dass wir durch die Anzahl der anaphasischen Bruecken in Meiosis zu den gewuenschten Angaben kommen koennten, da sie ja aus chromosomischen Inversionen entstehen koennen, die sich in einer frueheren Phase (DARLINGTON 1937) bilden. Durch wiederholte Beobachtung hat man jedoch feststellen koennen, dass man viele dieser Bruecken nicht frueher stattgefundenen Inversionen zuschreiben kann, weil sie die Folge von Verzoegerungen der Terminalisierung des Chiasmas oder, was uns *in den meisten Faellen noch wahrscheinlicher ist, der Verschmelzung der Chromonemata von zwei Chromosomen sind, wodurch ein Chromosom mit zwei kinetischen Einschnuerungen entsteht.* Ist die Variation deutlich, so kann man aus dem Aussehen der anaphasischen Bruecken keinen Schluss ziehen, der fuer uns von Interesse waere. Man muss noch hinzufuegen, dass einige dieser Bruecken keine in der Naehe liegenden Fragmente aufweisen (Fotos 11 a, b, 20 und 22), dass dagegen andere sehr verschieden grosse und sehr verschiedenartig gestaltete Fragmente haben (Foto 26 a, b, 27).

Stellt man (nach DARLINGTON 1927) zwischen zwei umgekehrten Chromatiden ein Crossing-Over fest, so formt sich eine Chromatide mit zwei Centromeren (welche in der Fachsprache als dizentrisch bezeichnet wird) oder eine als Schnalle aufgerollte Chromatide ohne Zentromere (welche azentrische Chromatide heisst). Die dizentrische Chromatide formt in der ersten Teilung die schnallenfoermige Chromatide, in der zweiten Teilung eine Bruecke, und die azentrische Chromatide wird zu einem Fragment. Wir koennen die fuer die Faelle der wirklichen Inversionsexistenz gut verstaendliche Auffassung nicht auf alle Faelle der Bildung anaphasischer Bruecken beziehen. Wenn die Vorstellung der Inversion in diesen Bruecken immer bestaetigt werden koennte, dann wuerden die Fragmente nicht eine so unregelmaessige Form haben koen-

nen, wie sie haeufig gefunden wird und in Foto 26 a, b deutlich in Erscheinung tritt. Unserer Ansicht nach ist es auch unverstaendlich, dass man in allen von uns beobachteten anaphasischen Bruecken, und selbst in zurueckgebliebenen Stadien, keine Schnallen der Fragmente sah, die Resultate der Inversion sind. DARLINGTON (1937) vermutet an Hand seiner Hypothese, dass das Chromosom, wenn es von beiden Polen angezogen wuerde, zerbrechen muesste und zum Fragment wuerde. Man muss sich aber fragen, wie es moeglich ist, Anaphasen mit einem aussergewoehnlich langen Chromosom (Fotos 23 a, b) zu beobachten Warum hat die Inversion in der Naehe eines Zentromeren stattgefunden? Waere es nicht natuerlich ein Fragment vorzufinden? Jedoch in diesen, wie in vielen aehnlichen Faellen, in denen man sehr lange Chromosomen in der Nähe der Pole nach Bildung der Bruecken fand, wurde kein Fragment beobachtet.

Ausserdem hat man haeufig bei den anaphasischen Bruecken ein heftige Spannung bemerkt, die so stark ist, dass man die Spirale der Chromonemata sehen kann, ohne dieselben besonders fixieren zu muessen. Wir glauben aus diesen Gruenden, dass es sich nicht um Inversionen, sondern um die Verschmelzung zwischen nicht homologen Chromosomen handelt. Das Vorhandensein von Chromosomen mit 2 kinetischen Einschnuerungen, die ohne Fragmente zu erzeugen sich zu demselben Pol begeben, bestaetigen diese Vorstellung (Fotos 21 a, b).

Wir wollen damit nicht sagen, dass es nicht auch Bruecken gibt, die man mit der Bildung vorhergehender Inversionen erklaeren koennte, doch duerfen wir nicht die diesbezueglichen Eroerterungen vergessen, die wir in einer frueheren Arbeit veroeffentlichten (CAMARA 1938). Wir haben so zwei gleichaussehende Variationstypen anzunehmen und haben festzustellen, dass die Erscheinung der anaphasischen Bruecken nicht geeignet ist, den Intensitaetsgrad der Bestrahlung aus dem Verhalten der Chromonemata dieser Bestrahlung gegenueber, zu ermitteln. Es ist moeglich, dass wirklich die Energie, die die Verschmelzung der Bruchstuecke desselben Chromosoms

bewirkt, eine andere ist, als die, welche die Vereinigung verschiedener Chromosome hervorruft.

Ausserdem kann man aus dem Vorhandensein von Bruecken auf eine Bestrahlung schliessen. Diese koennen brechen oder bestehen bleiben, je nach den vorherrschenden Umstaenden, je nach der relativen Entfernung zwischen den beiden Zentromeren und auch nach der Dehnbarkeit der Chromonemata. Ausserdem muss die von der Inversion ausgeloeste Energie verschieden von derjenigen sein, welche die Verschmelzungen aufrechterhaelt. Man wird jedoch immer Bruecken beobachten koennen und schreibt diesen irrtuemlich oft Gleichwertigkeit zu.

MATHER (1934) ist durch das Studium ueber die Wirkung der Roentgenstrahlen auf die meiotischen Chromosomen der *Vicia Faba* und *Tradescantia bracteata* zu dem Schluss gekommen, dass die Chromosomen vor der Metaphase der *Tradescantia* und in der spaeten Meta- und Anaphase der *Vicia Faba* in Stuecke brachen Seiner Meinung nach ist dieser Unterschied Folge der verschiedenen Kraefte, welche die Terminalisierung der Chiasmata erzeugen. In seinen Schlussfolgerungen behauptet er auch, dass die Frequenz des Chiasmas einige Zeit nach der Behandlung noch erhoeht wuerde.

Die erste seiner Behauptungen koennen wir nicht bestaetigen. Zieht man die Schwierigkeit in Betracht, die sich beim Fixieren der Prophasen der Meiosen von *Vicia Faba* zeigt, und die uebrigens von dem oben erwaehnten Forscher unterstrichen wird, so kann man verstehen, dass es wohl kaum moeglich ist, diese Stadien zu beobachten. Wie kann man also folgern, dass sich in den spaeten Meta-und Anaphasen mehr Variationen bilden? Wir geben zu, dass man sie sieht, aber nicht, dass sie haeufiger als in den Prophasen vorkommen. Waehrend unserer ganzen Arbeit mit bestrahltem Material hat sich erwiesen, dass die geeignete Phase zu Anfang der Prophase ist.

Wir konnten nicht feststellen, dass sich die Zahl der Chiasmata erhoeht. Es ist in einigen Faellen wohl der Fall, aber sie wird in andern ohne einen sichtbaren Anlass

deutlich kleiner. Fuer diese Tatsache gibt es vermutlich keine Regel.

Zuletzt wollen wir noch von dem Auftreten der Trabanten sprechen, die wir zuvor in Kontrollversuchen nie gesehen hatten. Im Foto 19 ist ein Beispiel hierfuer gegeben. Wir erklaeren das Auftreten eines Trabanten

Abb. 21

mit dem Zustandekommen einer Translokation, in der moeglicherweise ein Fragment des *M*-Chromosoms sich nahe bei der zweiten Einschnuerung nach dem aeussersten Ende des andern Chromosoms begibt.

Wir finden diese Erscheinung umso interessanter, als wir einen eigenartigen Fall von einem Trabanten und einem Faden beobachten konnten, so wie es unsere Fotos 6 a, b, c zeigen.

Es scheint, dass in dem Moment, in dem die Matrixsubstanz die Chromonemata umhuellen sollte, sie sich nicht ueber diessen Faden ergiessen konnte. Wir vermuten dass die innere Zone des M-Chromosoms fuer die zweite Einschnuerung (nukleolarbildende Zone nach Fernandes) verantwortlich ist und durch eine einfache Inversion auf das aeusserste Ende desselben Chromosoms uebergeht, wie es in dem Schema unserer Abbildung 21 gezeigt ist.

Man sieht bei I das Chromosom des Typs *M*. Die betreffende Zone ist punktiert gezeichnet. In II ist das

die Inversion erzeugende Einrollen gezeigt. Die Verschmelzung erfolgt in der Naehe der zweiten Einschnuerung. III zeigt das Chromosom nach der Spaltung. Bermerkenswert ist der kleine Koerper, dort, wo sich der Faden mit dem Chromosom verbindet. Wir nehmen an, dass es ein Trabant ist.

Sollten die Dinge sich so verhalten, dann duerfte die extreme Zone des Chromosoms sich nicht mit ihrem Partner paaren. Die Bivalente ist wirklich an diesem aeussersten Ende offen und zeigt in der betreffenden Zone einen Mangel an Homologie.

Wie wir schon sagten, gibt es einen aus einer Bivalente brechenden Faden, der sich mit einem anderen Block zu vereinigen scheint. Unsere Meinung ist, dass moeglicherweise in derselben Chromatide eine Bruecke entsteht, in der Faktoren von einem zum andern Punkt gebracht werden.

Sobald eine Ueberkreuzung chromosomischer Elemente in den Diplotaenstadien, erzeugt wird, ist die Bruecke in der Lage, die Teilung eine Zeitlang, ohne dass sie bricht, zu ueberstehen. Wenn aber am Schluss die Einschnuerung bei dem Uebergang zur Metaphase eintritt, wird die Bruecke zu lang, veraendert ihren Platz und oeffnet sich seitlich zu einer Schnalle.

Es mag sein, dass unsere Beobachtung nicht korrekt ist, wenn auch die Photographien und die Zeichnungen genuegend klar sind. Wir haben bei *Vicia Faba* niemals aehnliche Erscheinungen sehen koennen, und in allem andern Material, das wir seit 1934 nach vorausgehender Bestrahlung untersuchten (z. B. *Aloë arborescens*), konnten wir, obgleich Bruecken im Pachytaenstadium vorkamen, diese niemals in der Metaphase sehen. Deshalb weisen wir darauf mit Vorbehalt hin. Wir wollten jedoch nicht darueber ohne diesen kurzen Hinweis hinweggehen, da wir der Meinung sind, dass es Strukturvariationen gibt, die man nicht mit den altherkoemmlichen Ideen, aehnlich wie den Prozess des «Crossing-Over» zwischen nicht homologen Chromosomen, erklaeren kann.

LITERATUR

CAMARA, A. 1936, a — Existirão porventura cromosomas ramificados? *Rev. Agronómica* **24**: 64-87.

—— 1936, b — Uma hipótese sôbre o mecanismo das translocações. *An. Inst. Sup. Agronomia* Lisboa. VII, 2.°: 3 — 23.

—— 1936, c — Estudo preliminar de variações cromosómicas induzidas pela centrifugação. *Rev. Agronómica.* **24**: 331-347.

—— 1938 — Beiträge zur Kenntnis des Spiralbaues der Chromosomen. *Zeit. f. Ind. Abst. u. Vererb.* **74**: 202-215.

COUTINHO, 1937 — Breves referências sôbre «Pontes Anafásicas» em material irradiado de «V. Faba, L.». *Rev. Agronómica* **25** (1): 32-37.

DARLINGTON, C. D. 1937 — *Recent Advances in Cytology* 2 nd. edition. London,

FERNANDES, A. 1935 — Les satellites chez *Narcissus reflexus*, Brot. et *N. trianarus*. L. I — Les satellites des métaphases somatiques. *Bol. Soc. Brot.* (Coimbra). **10.** (2.ª s.): 5-33.

—— 1936 — II — Les satéllites pendant la mitose. *Bol. Soc. Brot.* (Coimbra) **11** (2.ª s.); 87-146.

GOODSPEED, T. H. and AVERY, P. 1930 — *Nature and significance of structural chromosome alterations induced by X-rays and radium.* Cytologia **1**: 308-327.

KOSSIKOV, R. V. and MULLER, H. I. 1935. Invalidation of genetic evidence for branched chromosomes. *Jour. Hered.* **26**: 305-307.

LEVAN, A. 1935 — Zitologische Studien in *Allium Schoenoprasum.* Hereditas: **22**: 1-128.

LEWITSKI G. A. and ARARATIAN, G. A. 1932 — Transformation of chromosomes under the influence of X-rays. *Bull. Appl. Bot.* **27** (1): 265-286.

MAEDA, T. 1930. On the configurations of Gemini in the Pollen Mother cells of *Vicia Faba*, L. *Mens. Coll. Sci. Kyoto.*

MAVOR, O. W. and SVENSON, H. K. 1925 — *X* rays and crossing-over. *Science* **58.**

MATHER, K. 1934 — The behaviour of meiotic chromosomes after X — radiation. *Hereditas* **20**: 303-322.

MATHER K, and STONE, L. H. A. 1938 — The effect of *X* — radiation upon somatic chromosomes. *Jour. Genet.* **28**: 1-24.

MARSHAK, A. 1937 — The effect of *X* — rays on chromosomes in mitosis. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **23**: 362-369.

MULLER, H. J. 1328 — The production of mutations by X — rays. *Proc. Nat. Acad. Sci.* **14**: 714-726.

—— 1934 — The effects of Röentgen Rays upon the hereditary material. *The Science of Radiology*, 1934, 305-318.

RILEY, H. P. 1936 — The effect of X — rays on the chromosomes of Tradescantia gigantea. *Cytologia* **7**: 131-142.

SAX, K. 1935 — Variation in chiasma frequencies in *Secale*, *Vicia* and *Tradescantia*. Cytologia **6**: 289-293.

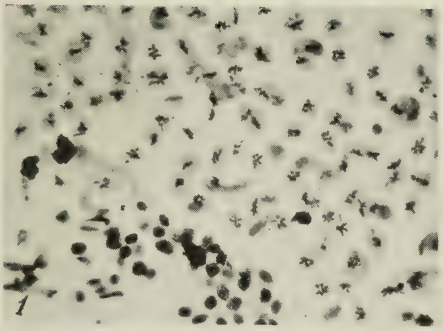
STADLER, L. I. 1930—Some genetic effects of X — rays in plants. *Jour. Hered.* **21**: 3-19.

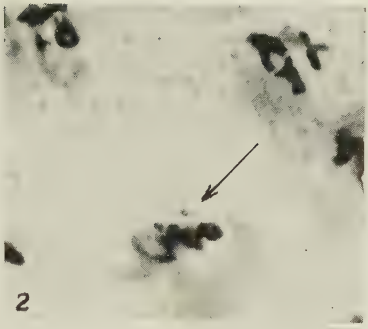
—— 1932 — On the genetic nature of induced mutations in plants. *Proc. 6 th. Int. Cong. Genetic:* 274-294.

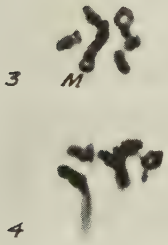
TIMOFÉEFF-RESSOVSKY, N. W. 1934 — Einige Versuche an Drosophila melanogaster über die Bezichungen zwischen Dosis und Art der Röntgenbestrahlung und der dadurch ausgelösten Mutationsrate. *Strahlenterapie* **49.**

—— 1935 — Auslösung von Vitalitätsmutationen durch Röntgenbestrahlung bei Drosophila melanogaster. *Nach. v. d. Gesellsch. der Wiss. 2. Göttingen.* **1**: 163-180.

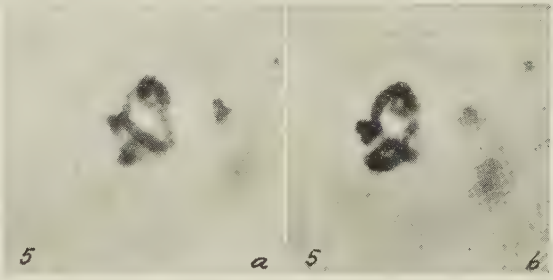
—— 1937—Experimentelle Mutationsforschung in der Vererbungslehre. Dresden.

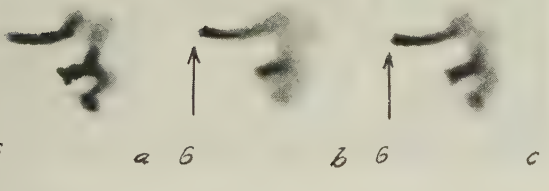

1


2

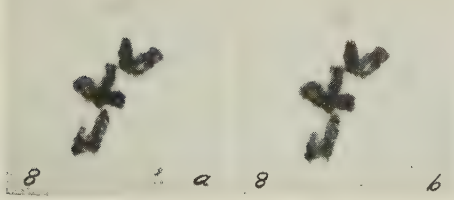

3 M

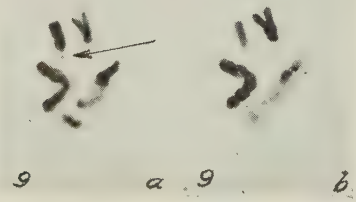
4


5 a 5 b

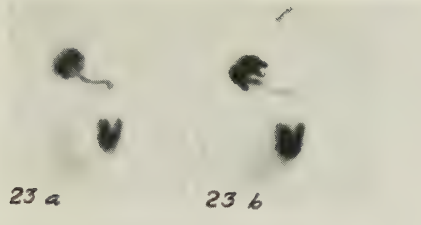

6 a 6 b 6 c

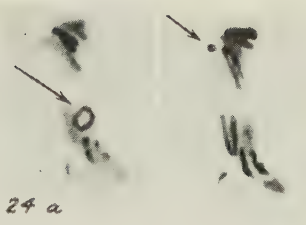
7


8 a 8 b


9 a 9 b

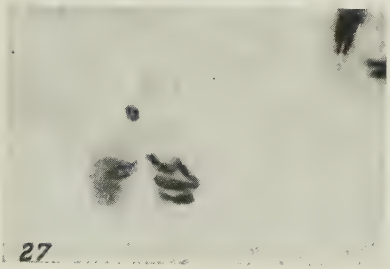
10 a
10 b
11 a
11 b
12
A
14
15
13
16
17
F
18
19
I
20
21 a
21 b
22

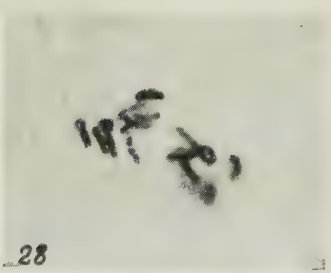

23 a
23 b


24 a

25

26 a
26 b


27


28

SUR LA RÉPARTITION ET L'ÉCOLOGIE DES HÉPATIQUES ÉPIPHYLLES AUX AÇORES

par

Valia et Pierre ALLORGE (Paris)

La présence de végétaux épiphylles (1), c'est à dire de végétaux épiphytes non parasites se développant à la surface des feuilles ou des frondes vivantes de plantes vasculaires, est un des traits principaux des forêts tropicales et subtropicales (2).

Ces épiphylles, Lichens (surtout Strigulacées), Algues (Cyanophycées et Trentepohliacées principalement), Mousses (Hookeriacées en particulier), Hépatiques (en majorité Lejeunéacées et Radulacées) constituent, dans ces forêts, des associations bien définies, composées d'espèces strictement confinées, pour la plupart, sur ce support vivant et liées, dans les limites d'un climat régional, à des conditions de climat local et de microclimat dont la caractéristique essentielle est la faible valeur du déficit de saturation.

Mais on a également signalé des épiphylles en dehors des régions tropicales et subtropicales. Des Lichens épiphylles se rencontrent au Portugal (à Sintra, par ex.!),

---

(1) L'épithète *foliicole* qui figure dans de nombreuses diagnoses d'Hépatiques et qui s'emploie aussi pour les Lichens est peut-être plus expressive et plus correcte.

(2) Malgré sa signification écologique importante comme réactif climatique, l'épiphyllie est passée sous silence dans la plupart des traités de phytogéographie. Dans la 3^{me} édition du traité classique de A. F. W. SCHIMPER, remanié par F. VON FABER, neuf lignes seulement, insignifiantes d'ailleurs, sont consacrées aux épiphylles. On trouvera dans TH. HERZOG (HERZOG 1926, pp. 70-74 et 206-210) et dans P. W. RICHARDS (RICHARDS 1932, pp. 391-392) les données essentielles sur les Bryophytes épiphylles.

dans les Pyrénées ariégeoises (DUGHI 1934), en Bretagne, dans le Loiret (JOVET 1936), entre autres; le *Catillaria Bouteillei* (Desm.) Zahlbr. remonte sur le Buis, jusqu'au Nord de Paris. Parmi les Algues, le *Phycopeltis epiphyton* Millardet est çà et là dans l'Europe Centrale, sur les aiguilles de Sapin, les feuilles du Buis, du Lierre, des *Rubus*. Les Mousses ne s'accomodent guère de l'épiphyllie en dehors des régions tropicales tandis que les Hépatiques peuvent être nombreuses qui végètent sur les feuilles dans certains territoires à climat hyperocéanique doux.

Dans le domaine atlantique européen, on observe déjà une tendance à la vie épiphylle chez plusieurs Hépatiques. Aux Faeroers, par ex., l'*Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs. végète non seulement sur d'autres Muscinées, mais encore sur les frondes de l'*Hymenophyllum unilaterale* Bory (C. JENSEN 1901, p. 123); c'est également sur *Hymenophyllum* (*H. tunbridgense* Sm. et Sow.) que cette Hépatique a été signalée dans son unique localité continentale, aux Ardennes (VERDOORN 1929, p. 42). Remarquons dès ici que c'est une des épiphylles les plus répandues aux Açores. Aux environs de Cherbourg, le *Colura calyptrifolia* (Hook.) Evs. a été récolté sur frondes de *Pteris* et de *Blechnum Spicant* Roth., le *Microlejeunea ulicina* (Tayl.) Evs. sur frondes d'*Hymenophyllum tunbridgense* Sm. et Sow. (L. CORBIÈRE 1889, pp. 346-347); sur cette même fougère, le Dr. F. CAMUS a noté, au Huelgoat (Finistère), l'*Harpalejeunea ovata* (Hook.) Schiffn. Enfin, le *Cololejeunea Rossettiana* (Mass.) Schiffn., Hépatique atlantico-méditerranéenne vit presque toujours sur les arbuscules du *Thamnium alopecurum* (L.) Bryol. eur. ou sur les rameaux de *Neckera* (*N. crispa* Hedw., *N. complanata* (L.) Hüb.) et d'*Anomodon viticulosus* (L.) Hook. et Tayl. (1). D'ailleurs, presque toutes les Lejeunéacées européennes peuvent vivre sur des Muscinées ou des Lichens corticicoles ou saxicoles, mais on ne saurait parler d'épiphyllie proprement dite, le substra-

(1) A la suite d'observations et d'expériences faites sur le *Lophocolea bidentata* (L.) Dum., AD. DAVY DE VIRVILLE pense que les Hépatiques vivant sur d'autres muscinées s'y comportent en parasites (DAVY DE VIRVILLE 1937). Pour ce

tum vivant étant toujours plus ou moins étroitement appliqué sur le support inerte.

Ce n'est qu'au dessous du 40° N. que les épiphylles vraies commencent à se montrer, au Japon d'une part, aux Açores de l'autre (1).

Au Japon, l'existence d'Hépatiques épiphylles fut successivement notée par A.W.EVANS (EVANS 1906, pp. 146--150-151), FR. STEPHANI (STEPHANI 1913-1916, *passim*), V. SCHIFFNER (SCHIFFNER 1929, p. 87) et Y. HORIKAWA; ce dernier auteur, dans un petit mémoire d'ensemble (HORIKAWA 1932), énumère 27 espèces (24 Lejeunéacées, 2 *Radula* et 1 *Jubula*), plusieurs dépassant le 34° N., sur frondes de fougères, aiguilles ou feuilles de Gymnospermes et d'Angiospermes. Aux Açores, la présence d'Hépatiques épiphylles est connue depuis peu: deux espèces, *Frullania Teneriffae* (Web.) Nees et un *Physocolea*, ont été rencontrées, par T. G. TUTIN et E. F. WARBURG, à l'île du Pico, c'est à dire aux environs du 38° N. (37°30') (2) (RICHARDS 1932, p. 391 et 1937, p. 137-138).

---

qui est des épiphylles, il semble bien qu'elles restent autotrophes et que les substances nutritives leur soient apportées par l'eau de pluie arrivant sur elles en fines gouttelettes après avoir lavé les feuilles, branches et rameaux des couronnes. En attendant une démonstration expérimentale, que nous pensons, d'ailleurs, entreprendre, nous admettrons que les Hépatiques ne sont pas parasites sur les feuilles. D'ailleurs, ces épiphylles s'installent surtout sur des feuilles persistantes à cuticule épaisse, parfois cireuse et leurs rhizoides ne peuvent guère qu'avoir un rôle de fixation (haptères). Mais il reste évident qu'une feuille dont la surface est plus ou moins recouverte par un écran d'épiphylles, parfois entièrement (comme nous avons pu le constater dans les forêts de la Guadeloupe, par ex.) ne peut avoir une activité physiologique normale.

(1) En ce qui concerne l'hémisphère austral, nous n'avons pas trouvé d'indications quant à la limite des épiphylles, mais il ne semble guère douteux qu'il en existe dans les forêts sempervirentes de type antarctique si riches en Muscinées épiphytes (forêt valdivienne, forêts néozélandaise et tasmanienne).

(2) V. SCHIFFNER cite de Madère (32° N.), d'après des récoltes de J. BORNMÜLLER, *Lejeunea lamacerina* (Gottsche) St. « in foliis vivis *Trichomanis radicantis* cum *Cololejeunea madeirensis* Schiffn». (SCHIFFNER 1902, p. 278). Il est à peu près certain que des épiphylles proprement dites se rencontreront à Madère, dans les laurisilves du versant N.; elles ne peuvent manquer non plus dans la laurisilve canarienne où J. PITARD ne cite cependant que des muscicoles, *Lejeunea Pitardii* St., *L. canariensis* St., *Microlejeunea ulicina* (Tayl.) Evs., *Cololejeunea calcarea* (Lib.) Spr., *C. Rossettiana* Mass., sur *Echinodium spinosum* Mit t.surtout (PITARD 1907, pp. 42-43).

En réalité, le mode de vie épiphylle est trés répandu chez les Hépatiques dans l'archipel açoréen (1); au cours d'un récent voyage (2) nous avons observé, en effet, des Hépatiques épiphylles dans cinq des sept îles par nous visitées: S. Miguel, S. Jorge, Pico, Faial et Flores, c'est à dire dans chacun des trois groupes insulaires, oriental (S. Miguel, Santa Maria), central (Terceira, Graciosa, S. Jorge, Pico et Faial) et occidental (Flores, Corvo). L'île de Flores, par 39°30' N., représente le point le plus septentrional atteint par les épiphylles proprement dites. Il est fort probable que les épiphylles ne manquent pas à Santa Maria (dans les ravins boisés de la partie centrale) et à Terceira (sur les pentes culminales boisées de la Caldeira de Santa Bárbara, par ex.), îles que nous n'avons pu visiter que très rapidement au cours de ce premier voyage. Quant à Graciosa et à Corvo, où nous n'avons pas abordé, elles paraissent trop peu boisées pour convenir aux épiphylles.

I. — RÉPARTITION DES HÉPATIQUES ÉPIPHYLLES AUX AÇORES

HARPANTHACEAE

Lophocolea fragrans De Not. et Mor. — Flores: chemin de Lages à Fajãsinha, hauts talus encaissés, sur *Trichomanes speciosum* Willd. (3), vers 510 m. — Ce *Lophocolea* est généralement corticicole aux Açores (S. Miguel, S. Jorge, Faial).

Distrib.: Iles Britan., Norvège., France N. W., Corse, Italie, Madère, Canaries.

---

(1) L'épiphyllie n'est pas limitée aux Hépatiques; nous avons également observé sur feuilles ou frondes des Mousses, très rares d'ailleurs (*Hypnum canariense* (Mitt.) Jaeg., *H. resupinatum* Wils.) des Lichens (*Parmeliella, Leptogium*, des Crustacés), des Algues (*Trentepohlia, Scytonema, Nostoc*).

(2) Du 27 Mai au 24 Août 1937, notre excellent collègue et ami le Dr. H. PERSSON qui a visité les Açores quelque temps avant nous a récolté plusieurs Hépatiques épiphylles sur *Acrostichum squamosum* Sw., dans le massif de Vara (île S. Miguel).

(3) La nomenclature adoptée pour les plantes vasculaires est celle de TRELEASE (TRELEASE 1897).

PLAGIOCHILACEAE

Plagiochila tridenticulata Tayl. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara, sur frondes d'*Acrostichum squamosum* Sw., vers 900 m. — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, même substratum, ca. 600-700 m. — Existe aussi sur branchettes de *Juniperus brevifolia* Ant., de *Persea azorica* Seub. et d'*Erica azorica* Hochst. à Flores, dans un ravin descendant à la Lagoa Comprida, vers 600 m. et à Pico, au dessus de Serra Gorda, vers 700 m.

Distrib.: Iles Britan., Norvège mérid., Normandie, Pyrénées occid., Canaries, Madère, Etats-Unis (Tennessee).

RADULACEAE

Radula Aquilegia Tayl. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara, vers 900 m. et du Salto do Cavalo, vers 750 m., sur *Persea* et *Acrostichum* Sw. épiphyte. — Assez répandu aux Açores, sur écorce et sur rochers, souvent avec périanthes.

Distrib.: Faeroers, Iles Britan., Norvège.

Radula Carringtonii Jack. — S. Miguel: parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, vers 280-300 m., sur *Camelia* et *Phoenix*. — Flores: sur *Trichomanes speciosum* Willd., chemin creux sous le Pico da Casinha, vers 350 m. et talus du chemin de Lages à Fajãsinha, vers 540 m. — Répandu dans presque toutes les îles de l'archipel, surtout dans l'étage inférieur, sur écorce et rochers.

Distrib.: Iles Britan., Espagne N. W.

LEJEUNEACEAE

Aphanolejeunea microscopica (Tayl.) Evs. — S. Miguel: parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Camelia, Phoenix, Sabal, Podocarpus, Prunus Lauro-cerasus* L.; forêts des pentes du Pico da Vara, du Pico Verde, de la Serra Trunqueira, du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Viburnum Tinus* L. var. *subcordatum* Trel., *Hedera canariensis* Willd., *Acrostichum;* pentes

intérieures de la caldeira de la Lagoa do Congro vers ca. 450 m., sur *Trichomanes* épiphyte. — Faial: pentes intérieures de la Caldeira Grande, 800 m., sur *Persea* — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, 600-700 m., sur *Persea, Ilex Perado* Ait., *Myrsine africana* L. var. *retusa* DC., *Trichomanes, Acrostichum* épiphyte. — Pico: au dessus de Serra Gorda, env. 700 m., sur *Acrostichum* épiphyte (sur *Erica azorica* Hochst.). — Flores: pentes intérieures des Caldeira Sêca et Caldeira Comprida, env. 550 m., sur *Persea azorica* Seub.; chaos basaltique boisé au-dessus de Fajãsinha, env. 250 m., sur *Trichomanes;* chemin creux sous le Pico da Casinha, env. 350 m., sur *Hymenophyllum tunbridgense* Sm. — Semble rare sur d'autres substratums (écorces, souches pourrissantes, rochers), mais souvent épiphyte sur Muscinées corticicoles ou saxicoles *(Neckera intermedia* Brid., *Thamnium alopecurum* Bryol. eur. var., *Echinodium Renauldii* (Card.) Broth., *Porella canariensis* Nees, *Radula Carringtonii* Jack., etc.).

Distrib.: Faeroers, Irlande, Ecosse, Luxembourg, Madère.

Cololejeunea minutissima (Sm.) Schffn. — S. Miguel: parc de l'hôtel «Terra Nostra», à Furnas, env. 210 m., sur *Camelia, c. per.;* parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Camelia* et *Podocarpus, c. per.* — Egalement sur écorces et rochers, dans l'étage inférieur de la plupart des îles.

Distrib.: Iles Britan., Belgique, France W., Espagne N. W., Portugal, rég. méditerr. occid., Amérique N. atlantique (1).

Colura calyptrifolia (Hook.) Evs. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara, du Pico Verde, de la Serra Trunqueira, du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Viburnum, Ilex, Hedera, Acrostichum* épiphyte et *Hymenophyllum unilaterale* Bory épiphyte, *c. sp.* — Pico: au-dessus de Serra Gorda, vers 750 m., sur *Acrostichum* épiphyte. — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, sur *Persea,*

(1) Existerait aussi au Japon (HORIKAWA).

Ilex, Hedera, Acrostichum, 600-700 m. — Semble exceptionnel sur d'autres substratums; observé une fois (Pico da Vara), sur branchettes et pétioles de *Persea* — Les sporogones, fréquents, sont mûrs en Juin.

Distrib.: Iles Britan., Normandie, Bretagne.

Drepanolejeunea hamatifolia (Hook.) Schffn. — S. Miguel: parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Phoenix* et *Sabal;* forêts des pentes du Pico da Vara, du Pico Verde, de la Serra Trunqueira, du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Ilex, Viburnum, Notelaea excelsa* Webb., *Hedera, Acrostichum* épiphyte. — Faial: pentes intérieures de la Caldeira Grande, 750-800 m., sur *Persea.* — Pico: au-dessus de Serra Gorda, 750 m., sur *Acrostichum* épiphyte. — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, 600-700 m., sur *Persea, Ilex, Myrsine, Acrostichum* épiphyte. — Flores: pentes des caldeiras de la Lagoa Sêca et de la Lagoa Comprida, 550-600 m., sur *Persea* et *Sticta sinuosa Pers.* — Avec *Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs., c'est l'Hépatique la plus répandue en épiphylle aux Açores, mais elle se rencontre souvent aussi sur d'autres substratums: écorces, rochers, autres Muscinées. Les périanthes sont fréquents, mais, comme aux Iles Britanniques, les sporogones ne semblent pas se développer.

Distrib.: Iles Britan., Normandie, Bretagne, Pyrénées occid., Madère.

Harpalejeunea ovata (Hook.) Schffn. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara, vers 800 m., sur *Persea*, très rare; parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Phoenix*, très rare également. — Cette Lejeunéacée semble exceptionnellement épiphylle, tandis qu'elle est répandue comme corticicole, saxicole ou muscicole dans l'étage inférieur de toutes les îles.

Distrib.: Iles Britan., Norvège mérid., Normandie, Bretagne, Pyrénées occid., Pénins. ibér. occid., région méditerr. occid., Canaries, Madère, Amér. N. atlantique.

Lejeunea flava (Sw.) Nees. — Faial: ravin de la Ribeira

da Praia, vers 150 m., sur frondes d'*Adiantum hispidulum* Sw. — Dans les autres localités où nous avons observé cette Hépatique, elle végète soit sur rochers (Flores: ravins autour de Santa-Cruz, Fajãsinha; S. Jorge: ravins au dessus de Calheta), soit sur écorces (Pico: Serra Gorda, sur *Erica azorica* Hochst.).

Distrib.: Irlande, Madère, Canaries, rég. trop. et subtrop. (Antilles, Japon, Indonésie, etc.).

Lejeunea Holtii Spr. — Flores: chemin de Lages à Fajãsinha, hauts talus encaissés, 540 m., sur *Trichomanes*. Surtout muscicole-saxicole (S. Miguel: Pico da Vara; S. Jorge: S. António).

Distrib.: Irlande, Madère.

Lejeunea patens Lindb. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara, de la Serra Trunqueira et du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Viburnum, Hedera, Acrostichum* épiphyte. — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, 600-700 m., sur *Persea, Ilex, Acrostichum* épiphyte. — Pico: au dessus de Serra Gorda, 750 m., sur *Acrostichum* épiphyte. — N'est pas rare aux Açores, soit sur écorce ou bois pourrissant, soit sur rochers, soit sur d'autres Muscinées (*Fissidens serrulatus* Brid., *Echinodium Renauldii* (Card.) Broth., *Thamnium alopecurum* Bryol. eur. var. etc.).

Distrib.: Iles Britan., Norvège, France N. W., Pyrénées occid., Espagne N. W., Madère, Amérique N. atlantique.

Lejeunea planiuscula (Lindb.) Buch. (1) — S. Miguel: parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Camelia* et *Phoenix*.

Distrib.: Europe atlantique, encore mal connue.

Marchesinia Mackayi Gray. — S. Miguel: parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Camelia* et *Phoenix, c. sp.* — C'est l'Hépatique la plus répandue dans l'étage inférieur de toutes les îles; presque

(1) Détermination de notre excellent collègue le Prof. Th. HERZOG (Iéna).

toujours fertile, elle forme des plaques étendues, étroitement appliquées au substratum, sur les écorces et les rochers.

Distrib.: Iles Britan., Bretagne, Pyrénées occid., Espagne N. W., Portugal, Madère, Canaries, rég. méditerr. occid.

Physocolea sp. — «Epiphyllous on leaf of *Persea azorica*, Pico» (TUTIN et WARBURG ap. RICHARDS 1937, p. 137).

FRULLANIACEAE

Frullania microphylla (G.) Pears. — S. Miguel: parc de l'hôtel «Terra Nostra», à Furnas, env. 210 m., sur *Camelia;* parc José do Canto, rive sud de la Lagoa das Furnas, 280-300 m., sur *Camelia, Phoenix, Podocarpus* et *Prunus Lauro-Cerasus*, c. per.; forêts des pentes du Pico da Vara et du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea* et *Hedera.* — S. Jorge: ravins de la route de Calheta à Topo, 600-700 m., sur *Ilex, Trichomanes, Acrostichum* épiphyte. — Flores: chemin creux sous le Pico da Casinha, vers 350 m., sur *Trichomanes* et *Hymenophyllum tunbridgense* Bory. — Répandu dans toutes les îles, sur écorce ou rochers, souvent fertile.

Distrib.: Faeroers, Iles Britan., Bretagne, Pyrénées basques, Maroc, Madère, Canaries.

Frullania Teneriffae (Web.) Nees. — Pico: «on living leaves of *Ilex Perado*, crater, 4.000 ft» (TUTIN et WARBURG ap. RICHARDS 1937, p. 138).

Distrib.: Madère, Canaries.

Frullania aff. **Tamarisci** (L.) Dum. (1) — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara et du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Viburnum* et *Hedera.*

Frullania sp. — S. Miguel: mêmes localités, sur *Persea* et *Ilex.*

(1) Cette espèce et la suivante ont été soumises à l'examen de notre excellent collègue, le Dr. FR. VERDOORN qui a bien voulu étudier les *Frullania* que nous avons récoltés aux Açores.

Jubula Hutschinsiae (Hook.) Dum. subsp. **Hutschinsiae** Verd. — Flores: chemin de Lages à Fajãsinha, hauts talus encaissés, env. 540 m., sur *Trichomanes*. — Cette Frullaniacée n'est pas rare aux Açores, sur les talus et rochers humides, dans les ravins très couverts.

Distrib.: Iles Britan., Bretagne, Pyrénées basques, Madère, Canaries.

METZGERIACEAE

Metzgeria furcata (L.) Dum. — S. Miguel: forêts des pentes du Pico da Vara et du Salto do Cavalo, 700-900 m., sur *Persea, Ilex* et *Acrostichum* épiphyte.

Distrib.: circumboréal.

Quelques remarques intéressantes découlent de l'analyse de ce petit catalogue.

Tout d'abord, il faut souligner le nombre élevé de Lejeunéacées observées: sur 21 Hépatiques que comporte, d'après ces premières recherches, la florule épiphylle açoréenne, 11 appartiennent à cette famille dont la prédominance est donc un caractère général du peuplement épiphylle, qu'il s'agisse de régions tropicales ou de régions tempérées. Au Japon, par ex., sur 27 Hépatiques citées, 24 ressortissent aux Lejeunéacées (HORIKAWA 1932). Rappelons aussi que toutes les Hépatiques qui manifestent une tendance à l'épiphyllie dans le domaine atlantique européen sont également des représentants de cette famille.

Tandis qu'au Japon la florule hépaticale épiphylle comprend, en majorité, des espèces spéciales au substratum feuille (ou fronde), ici, aucune des 18 Hépatiques nommées n'est exclusivement épiphylle. Le *Colura calyptrifolia* (Hook). Evs. mis à part, qui vient presque toujours sur feuilles ou frondes (constaté rarement sur pétioles et ramilles), toutes les autres prospèrent sur d'autres substratums, vivants (Muscinées, Lichens) ou inertes (écorces, rochers, terre), plusieurs même y ayant leur habitat normal, telles *Marchesinia Mackayi* Gray, *Harpalejeunea ovata* (Hook.) Schffn., *Lejeunea Holtii* Spr. Il s'agit, en somme, d'une

épiphyllie facultative et régionale, puisque dans d'autres parties de leur aire, ces Hépatiques ne s'installent pas sur les feuilles, sauf dans un très petit nombre de cas (1).

Enfin, un autre caractère notable de la florule épiphylle açoréenne est la dominance très marquée des éléments atlantiques. En effet, les 18 espèces nommées appartiennent aux types de répartition suivants:

10 espèces eu-atlantiques: *Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs., *Colura calyptrifolia* (Hook.) Evs., *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schffn., *Frullania microphylla* (G.) Pears., *Jubula Hutschinsiae* (Hook.) Dum., *Lejeunea Holtii* Spr., *L. patens* Lindb., *L. planiuscula* (Lindb.) Buch, *Radula Aquilegia* Tayl., *R. Carringtonii* Jack.;

3 espèces euryatlantiques: *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Schffn., *Harpalejeunea ovata* (Hook.) Schffn., *Plagiochila tridenticulata* Tayl.;

2 espèces atlantico-méditerranéennes: *Lophocolea fragrans* De Not. et Mor., *Marchesinia Mackayi* Gray.;

1 espèce atlantico-tropicale: *Lejeunea flava* (Sw.) Nees.;

1 espèce macaronésienne: *Frullania Teneriffae* (Web.) Nees.;

1 espèce circumboréale: *Metzgeria furcata* (L.) Dum.

Si l'on pouvait s'attendre à ce haut pourcentage d'éléments atlantiques (plus de 80 %) puisque, par définition, ces espèces caractérisent les climats océaniques, il faut remarquer que, dans l'ensemble de la flore hépaticale açoréenne, les espèces atlantiques ne représentent que 30 % environ. L'épiphyllie exprime donc des conditions d'environnement très particulières.

II. — ENVIRONNEMENT ET SUBSTRATUM

A l'Ile S. Miguel, où nos récoltes et nos observations ont principalement été faites, les conditions favorables à la présence d'épiphylles — atmosphère calme et très humide, abri contre la pluie et l'insolation directe — sont

(1) *Lejeunea flava* (Sw.) Nees est épiphylle au Japon (HORIKAWA 1932).

réalisées soit dans certains parcs très couverts de l'étage inférieur, équivalents écologiques des forêts laurifoliées de basse altitude (= étage du *Myrica Faya* de GUPPY, du littoral à 600-700 m. env.) aujourd'hui presque partout détruites (1), soit dans les forêts, toujours plus ou moins dégradées, de l'étage moyen (= étage du *Juniperus brevifolia* de GUPPY, au-dessus de 600-700 m.) qui ont persisté sur les pentes intérieures des caldeiras, sur les versants très raides et peu accessibles, dans les ravins à bords abrupts, et qui évoquent la grande laurisilve primitive, groupement climatique qui couvrait les parties hautes des îles avant l'installation de l'homme (2).

Sauf pour le littoral, où précisément les épiphylles manquent, on ne dispose d'aucune donnée météorologique; nous devrons donc nous borner à décrire la végétation de deux localités à florule épiphylle bien développée, essayant d'en déduire quelques remarques écologiques explicatives: le parc José do Canto près Furnas (S. Miguel) pour l'étage inférieur, et les pentes du Pico da Vara (S. Miguel) pour l'étage moyen.

1. — Le parc José do Canto qui s'étend sur la rive Sud et Sud-est de la Lagoa das Furnas (280-290 m.) est sans doute la localité la plus riche en épiphylles de l'étage inférieur: le voisinage d'une grande masse d'eau permanente, la présence d'une haute pente abrupte surplombant le parc au Sud, la densité de la végétation ligneuse sempervirente créent dans le sous-bois, toujours humide par les pluies

---

(1) Nous en avons aperçu quelques vestiges dans les ravins très encaissés de la haute vallée de la Ribeira da Cruz, Ile Flores, malheureusement inaccessibles — d'où leur conservation, d'ailleurs. Les *Persea* et les *Notelaea* y dépassaient 13 mètres au moins.

(2) D'après GUPPY (GUPPY 1917, pp. 359-371), à l'île du Pico, la seule de tout l'archipel dont l'altitude dépasse 1.200 m., cet étage du Genévrier atteint 1.350 m.; au-dessus, après une bande de transition où les arbres se rabougrissent, l'étage des landes (et pelouses-landes), s'élève jusqu'au sommet du Pico (2.352 m.). Dans les autres îles élevées la forêt peut donc atteindre les cimes (Pico da Vara, 1.105 m., à S. Miguel; Caldeira de Santa Bárbara, 1.067 m., à Terceira; Pico da Esperança, 1.066 m., à S. Jorge; Caldeira Grande, 1.021 m., à Faial): la violence des vents sur certaines crêtes et surtout l'action destructrice tenace de l'homme expliquent l'absence ou la rareté des forêts sur la plupart de ces sommets,

fréquentes et les brouillards, les conditions de climat local favorables.

La strate arborescente, de haute venue, est constituée surtout par des essences exotiques (*Magnolia, Eugenia, Podocarpus, Ficus, Cryptomeria, Pittosporum, Grevillea,* etc.) mêlées à des arbres de la laurisilve primitive, Fayas et Lauriers. La strate arbustive comprend des Camélias, des Lauriers-Cerise, des Palmiers, des Fougères arborescentes, entre autres. Dans la strate herbacée, fort réduite par suite de l'illumination toujours très faible, on note surtout des Fougères (*Aspidium dilatatum* Hook., *Pteris arguta* Ait., *Asplenium Filix-foemina* Bernh.) et des Carex (*C. macrostyla* Lapeyr. var. *peregrina* L. H. Bailey, *C. Hochstetteriana* Gay).

La strate muscinale terricole n'est bien développée que sur les talus: avec *Fissidens asplenioides* Hedw., *F. serrulatus* Brid., *Oxyrhynchium Stokesii* (Turn.), *Thamnium alopecurum* (Hedw.) Bryol. eur. var., *Conocephalus conicus* (L.) Dum., *Anthoceros Husnoti* St., il faut signaler surtout, sur des talus argileux frais, mais non mouillés, le *Dumortiera hirsuta* (Sw.) Bl. N. et R., hépatique au thalle délicat, très sensible à la dessiccation, généralement cantonnée au voisinage immédiat des cascades ou des filets d'eau ombragés. Son abondance locale ici suggère un état hygrométrique voisin de la saturation; même indication est donnée par certaines espèces du groupement muscinal qui peuple les souches et troncs pourrissants (*Riccardia palmata* (Hedw.) Carr., *Telaranea nematodes* (Gottsche) Howe, *Nowellia curvifolia* (Dicks.) Mitt., *Lepidopilum virens* Card.).

Les épiphylles se localisent sur les feuilles des branches inférieures, c'est à dire dans la strate à degré hygrométrique maximum et peu variable en même temps qu'à l'abri des averses et de l'insolation directe. Au-dessus de 2 mètres, dans les stations les plus abritées, ces épiphylles disparaissent; les feuilles les plus basses sont les plus investies. Trois espèces sont surtout fréquentes: *Frullania microphylla* (G.) Pears., *Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs. et *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Schffn.: sur 50

feuilles de Camélia prises au hasard, sur plusieurs arbustes, le *Frullania* se rencontrait sur 49 d'entre elles, l'*Aphanolejeunea* sur 34, le *Cololejeunea* sur 24. Des huit espèces observées en épiphylles dans ce parc, trois sont répandues dans l'étage inférieur, sur d'autres substratums (rochers, écorces) également, et manquent dans l'étage moyen: *Cololejeunea minutissima* (Sm.) Schffn., *Marchesinia Mackayi* Gray et *Radula Carringtonii* Jaek. Deux autres, moins exclusives, restent nettement plus abondantes ici que dans l'étage moyen: *Frullania microphylla* (G.) Pears. et *Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs. Ces cinq espèces caractérisent donc une petite association d'hépatiques épiphylles propre à l'étage inférieur (association épiphylle à *Cololejeunea minutissima).*

2. — Les forêts qui couvrent les pentes de la haute vallée du rio Guilherme (massif de Vara), entre 700 et 900 m., représentent les témoins les mieux conservés de la végétation primaire des montagnes de l'île S. Miguel; parcourues par le bétail dans certains parties, mises à feu sur leurs marges, exploitées pour le bois, elles ont conservé néanmoins, sinon leur structure phytosociale originale intacte, du moins la flore primitive de la laurisilve macaronésienne, très appauvriée aux Açores.

Ces forêts, soumises à un climat extrêmement humide, baignent dans les nuages ou le brouillard pendant la plus grande partie du temps et les sommets ne sont que rarement découverts au-dessus de 700 m. Les averses sont fréquentes en toute saison; sur les crêtes, la violence des vents plaque les arbres vers le sol (1).

Nous prendrons comme exemple une petite bande de forêt d'une trentaine de mètres de longueur sur une dizaine de large, parallèle au sentier qui mène de la route (Povoação-Nordeste) au sommet du Pico da Vara, sur les pentes raides du Pico da Cruz, vers 850-875 m. d'altitude, à exposition Est.

(1) Le beau peuplement de Genévriers *(Juniperus brevifolia* Ant.), malheureusement très entamé par l'écobuage, qui couvre le flanc oriental du sommet du Pico da Vara (1.105 m.), montre de belles morphoses tabulaires chez les arbres modelés par le vent.

Très difficilement pénétrable par suite de la densité des arbres, de leurs ramures intriquées, de leur faible hauteur — 2 m. 50 au plus, dans cette localité — cette forêt basse est dominée par deux essences, le *Juniperus brevifolia* Ant. et le *Persea azorica* Seub. auxquels s'associent, assez abondant le *Viburnum Tinus* L. var. *obcordatum* Trel., plus dispersés l'*Ilex Perado* Ait., l'*Erica azorica* Hochst. et le *Vaccinium cylindraceum* Sm.) très rares le *Prunus lusitanica* L. et le *Notelaea excelsa* Webb. Le *Myrsine africana* et la Callune représentent une strate subarbustive très claire, une liane, le *Smilax excelsa* L. va fleurir dans les couronnes, des ronces (*Rubus rusticanus* Merc. et *R. Hochstetterorum* Seub.) encombrent les pistes des ruminants. C'est la profusion des Fougères qui frappe le plus dans le sous-bois; aux espèces de grande taille *Dicksonia Culcita* L'Hér., *Woodwardia radicans* Sm., *Pteris arguta* L., *Osmunda regalis* L., *Aspidium Borreri* Newm., *A. dilatatum* Hook. se mêlent, plus humbles, *Lomaria Spicant* Desv., *Gymnogramme Totta* Schl., *Aspidium aemulum* Sw., *Asplenium monanthemum* L., *A. Filix-foemina* Bernh. Sur le sol détrempé et acide s'étend une strate muscinale presque continue: gros bombements de Sphaignes (*Sphagnum cymbifolium* Ehrh., *S. plumulosum* Röll) chaussant la base des troncs et les souches des Fougères, hautes touffes de *Polytrichum commune* L., tapis spongieux de *Thuidium tamariscinum* (Hedw.) Bryol. eur. mêlés d'*Hylocomium proliferum* (L.) Lindb., *Breutelia azorica* Mitt., *Leucobryum glaucum* (L.) Schimp., *Trichocolea tomentella* (L.) Dum., *Lepidozia reptans* (L.) Dum., *Saccogyna viticulosa* (Mich.) Dum., *Pellia epiphylla* (L.) Corda, etc. Une Sélaginelle (*Selaginella Kraussiana* A. Br.) rampe parmi les Muscinées; des Luzules (*Luzula purpureo-splendens* Seub., *L. multiflora* Desv.), *Lysimachia azorica* Hornem., *Sibthorpia europaea* L., *Habenaria micrantha* Hochst. complètent la strate basse.

Mais le trait le plus remarquable de la végétation est l'extrême abondance des épiphytes, expression directe du climat hyperhygrique qui règne dans cette forêt basse, très close: les troncs et les grosses branches auxquels l'*Acrostichum squamosum* Sw. suspend ses frondes vert foncé, argen-

tées-mordorées en-dessous, sont enserrées dans d'épais manchons de Muscinées, toujours imbibés d'eau, tissés d'Hymenophylles (*Hymenophyllum unilaterale* Bory), les branchettes et ramilles disparaissent sous un lacis d'Hépatiques frangé de Lichens et de Mousses pendantes.

L'ensemble muscinal rencontré ici — et que nous avons retrouvé dans d'autres îles (Pico, Faial, S. Jorge) — s'individualise surtout par le nombre important d'espèces hyperatlantiques et macaronésiennes qu'il comprend:

Herberta azorica (St.) P. W. Richards
Bazzania trilobata (L.) Gray
Lepidozia pinnata Spr.
Lepidozia sp.
Acrobolbus Wilsonii (Tayl.) Nees
Leioscyphus sp.
Plagiochila spinulosa (Dicks.) Dum.
P. tridenticulata Tayl
Tylimanthus anisodontus (Tayl.) St.
Adelanthus decipiens (Hook.) Mitt.
Scapania gracilis (Lindb.) Kaal.
Nowellia curvifolia (Dicks.) Mitt.
Radula Aquilegia Tayl.
Odontoschisma denudatum (Mart.) Dum.
Drepanolejeunea hamatifolia (Hook.) Schffn.
Lejeunea patens Lindb.
Frullania Teneriffae (Web.) Nees
F. aff. *Tamarisci* (L.) Dum.
Metzgeria hamata Lindb.
M. furcata (L.) Dum.
Riccardia aff. *sinuata* (Dicks.) Trev.
Campylopus flexuosus (L.) Brid.
Dicranum anglicum Reim.
Ulota calvescens Mitt.
Daltonia splachnoides (Sw.) H. et T.
Myurium Hebridarum Schimp.
Echinodium prolixum (Mitt.) Broth.
Hypnum canariense (Mitt.) Jaeg.
Gollania Berthelotiana (Mont.) Broth.

Quant aux épiphylles, ici aussi très abondantes, elles restent localisées à une faible hauteur au-dessus du sol (de 1 m. à 1 m. 75), sur les feuilles des branches les plus basses, les plus abritées par conséquent des mouvements de l'air, de l'insolation et des averses. Sur certains rameaux, toutes les feuilles, sauf celles qui viennent de se dérouler, possèdent leur petit jardin d'épiphylles qui s'installent aussi sur les frondes d'*Acrostichum*. Il s'agit d'une association différente de celle de l'étage inférieur et comprenant les espèces suivantes:

Plagiochila tridenticulata Tayl.
Radula Aquilegia Tayl.
Aphanolejeunea microscopica (Tayl.) Evs.
Colura calyptrifolia (Hook.) Evs.
Drepanolejeunea hamatifolia (Hook.) Schffn.
Harpalejeunea ovata (Hook.) Schffn.
Lejeunea patens Lindb.
Frullania microphylla (G.) Pears.
F. aff. *Tamarisci* (L.) Dum.
Frullania sp.
Metzgeria furcata (L.) Dum.

L'espèce la plus caractéristique est le *Colura*, absent de l'étage inférieur et épiphylle presque exclusif; avec *Radula Aquilegia* Tayl. et *Metzgeria* qui manquent aussi, du moins en épiphylles, aux basses altitudes, *Drepanolejeunea* qui est constant ici (1), cette Hépatique individualise le groupement de l'étage moyen (association épiphylle à *Colura calyptrifolia)* (2).

* * *

En ce qui concerne les rapports des épiphylles avec leur support vivant, l'examen de la liste des espèces (cf. supra) permet de tirer quelques conclusions.

(1) Sur 80 feuilles de *Persea* examinées, il était présent sur toutes, le *Colura* sur 68 d'entre elles.

(2) Nous n'avons pu établir la limite supérieure des épiphylles; elles doivent disparaître avec la forêt.

D'après les caractères de l'épiderme supérieur des feuilles et des frondes persistantes, on peut distinguer les types suivants:

feuilles très glabres, lisses: *Camellia, Podocarpus, Hedera, Ilex, Notelaea;*

feuilles glabres ou subhirsutes, légèrement rugueuses: *Persea, Viburnum;*

feuilles glabres cannelées: *Phoenix, Sabal;*

frondes pellucides, glabres, gaufrées: *Trichomanes,* Hymenophylles;

frondes densément écailleuses, puis glabrescentes: *Acrostichum.*

Il ne paraît pas que ces différents types possèdent des épiphylles en propre; chaque type de feuille ou de fronde peut héberger presque toutes les espèces. Si l'on s'en tient aux épiphylles largement répandues, les seules qui doivent entrer en ligne de compte, on constate, en effet, qu'elles se trouvent indifféremment sur la plupart des types foliaires distingués plus haut. L'*Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs. et le *Frullania microphylla* (G.) Pears. se rencontrent sur presque tous ces types foliaires, le *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schffn. ne manque guère que sur les feuilles de Camélia, le *Colura calyptrifolia* (Hook.) Evs. s'installe sur beaucoup de feuilles et frondes dans l'étage moyen (1).

La position, ou plutôt la direction, des feuilles ne semble guère avoir d'importance pour la répartition des épiphylles: les feuilles subverticales des *Persea* sont tout aussi riches en épiphylles que les frondes pendantes de l'*Acrostichum* ou les feuilles étalées des Camélias (2).

On admettra donc que les caractères du support vivant n'exercent en général qu'une influence très secondaire, sur le peuplement épiphylle. Ce sont avant tout les conditions

(1) Certaines feuilles ou frondes, dans les «bonnes» localités à épiphylles, portent jusqu'à 9 espèces (*Acrostichum* en particulier).

(2) D'ailleurs, dans une atmosphère presque toujours très humide comme celle dans laquelle baignent les feuilles à épiphylles, l'adhérence des spores et des propagules doit toujours se faire facilement.

bioclimatiques locales qui déterminent l'installation et le maintien des épiphylles et dès que ces conditions sont favorables, les feuilles et les frondes persistantes peuvent être colonisées, quels que soient leurs caractères.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1. Les Hépatiques épiphylles sont répandues aux Açores dans la plupart des îles (S. Miguel, S. Jorge, Pico, Faial et Flores, sans doute aussi Terceira et Santa Maria).

2. Comme dans les régions tropicales, les Lejeunéacées sont surtout représentées dans cette florule épiphylle (11 espèces sur un total de 21).

3. Les espèces atlantiques constituent l'élément dominant (plus de 80 %).

4. L'épiphyllie de ces Hépatiques est facultative; sauf *Colura calyptrifolia* (Hook.) Evs., presque exclusif, les autres espèces existent aussi, quelques unes de préférence, sur d'autres substratums que les feuilles (rochers, écorces, sol).

5. Ces épiphylles sont abondantes soit dans les parcs et forêts très humides de l'étage inférieur (au-dessous de 600 m.; parc José do Canto, à Furnas, par ex.), soit dans la laurisilve nébuleuse, plus ou moins dégradée, de l'étage moyen (entre 600 et 1.000 m. au moins; pentes du Pico da Vara, S. Miguel, par ex.).

6. Deux associations peuvent être distinguées: l'une, de l'étage inférieur (assoc. à *Cololejeunea minutissima*, avec *Marchesinia Mackayi* Gray et *Radula Carringtonii* Jack. caractéristiques, *Aphanclejeunea microscopica* (Tayl.) Evs. et *Frullania microphylla* (G.) Pears. constants), l'autre, de l'étage moyen (assoc. à *Colura calyptrifolia*, avec *Radula Aquilegia* Tayl. et *Metzgeria furcata* (L.) Dum. caractéristique, *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schffn. constant).

7. La distribution de ces épiphylles dépend étroitement, et presque uniquement, du climat local et du microclimat; les qualités du substratum, toujours feuilles ou frondes persistantes (lisses, rugueuses, écailleuses, poilues etc.), n'ont qu'une importance réduite. Pour la plupart, les Hépatiques épiphylles s'installent sur toutes sortes de feuilles ou de frondes lorsque les conditions bioclimatiques favorables sont réunies.

8. La présence constante d'épiphylles dans la laurisilve açoréenne — et sans aucun doute dans les laurisilves madérienne et canarienne — accentue, avec l'abondance des autres épiphytes et des Fougères, les affinités de la forêt laurifoliée macaronésienne avec certaines forêts sempervirentes des montagnes tropicales.

BIBLIOGRAPHIE

ALLORGE P. et PERSSON H. — Contribution à la flore hépaticologique des Açores. *Ann. Bryol.* **11** (sous presse), 1938.

DAVY DE VIRVILLE Ad. — Recherches sur le parasitisme chez les Muscinées. *Rev. Gén. Bot.*, **49**, 5-35, 15 fig., 2 pl., 1937.

DUGHI R. — Une station française de lichens épiphylles. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **81**, 500-507, 1934.

EVANS A. W., Notes on japanese Hepaticae. *Proc. Washington Ac. Sc.*, **8**, 141-166, 3 pl., 1906.

GUPPY H. B. — *Plants, Seeds, and currents in the West Indies and Azores*, 1 vol. in-8°, 531 p., 3 cartes, 1 pl., London, 1917.

HERZOG TH. — *Geographie der Moose*. Iena, 1926.

HORIKAWA Y. — Die epiphyllen Lebermoose von Japan. *Bot. Magaz.*, **46**, 175-187, 1 pl., Tokyo, 1932.

JOVET P. — Sur les lichens épiphylles des Résineux de l'Ecole des Barres. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, **83**, 1936.

PITARD J. — Contribution à l'étude des Muscinées des îles Canaries. *Bull. Soc. Bot. Fr.*, Mém. 7, **54**, 1-44, 1907.

RENNER O. — Zur Kenntnis des Wasserhaushalts javanischer Kleinepiphyten. *Planta*, **18**, 215-287, 1932.

RICHARDS P. W. — Ecology in FR. VERDOORN, *Manual of Bryology*, The Hague, 1932.

—— A collection of bryophytes from the Azores. *Ann. Bryol.*, **9**, 131-136, 1935.

SCHIFFNER V. — Neuen Materialen zur Kenntniss der Bryophyten der atlantischen Inseln. *Hedwigia*, **41**, 269-294, 1902.

—— Ueber epiphylle Lebermoose aus Japan nebst einigen Beobachtungen über Rhizoiden, Elateren und Brutkörper. *Ann. Bryol.*, **11**, 87-106, 8 fig., 1929.

SCHIMPER A. F. W. — *Pflanzengeographie auf physiologischer Grundlage*, 3te Aufl. herausgeg. von F. C. von FABER. 2. vol., Iena, 1935.

TRELEASE W. — Botanical Observations on the Azores *(8th annual rep. Missouri Bot. Gard.*, 220 p., 55 pl., St. Louis*)*, 1897.

WATSON H. C. — *Botany of the Azores* ap. F. DU CANE GODMAN. *Natural History of the Azores*, in 8°, London, 1870.

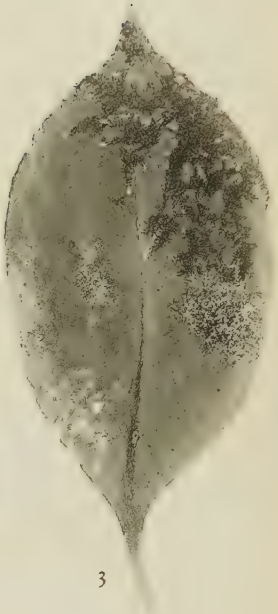
EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE I

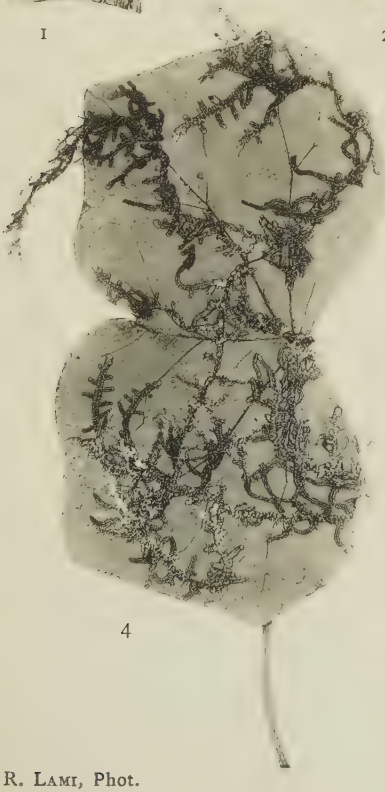
Fig. 1. *Frullania microphylla* (G.) Pears. sur fragment de palme de *Phoenix* (Parc José do Canto, 290 m.); fig. 2, *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schffn. sur feuilles de *Persea azorica* Seub., (Salto do Cavalo, S. Miguel, 800 m.); fig. 3, *Cololejeunea minutissima* (Sw.) Spr. et *Frullania microphylla* (G.) Pears. sur feuille de *Camelia* (Parc José do Canto, Lagoa das Furnas, 290 m.); fig. 4, *Frullania* sp. et *Lejeunea patens* sur feuille d'*Hedera canariensis* Willd. (ravin au Rete do Canário entre Calheta et Topo, S. Jorge, alt. ca. 700 m.); fig. 5, *Frullania* sp. sur feuille de *Persea azorica* Seub. (pentes de la Caldeira Sêca, Flores, vers 570 m.). Grand. nat.

1

2



3



4

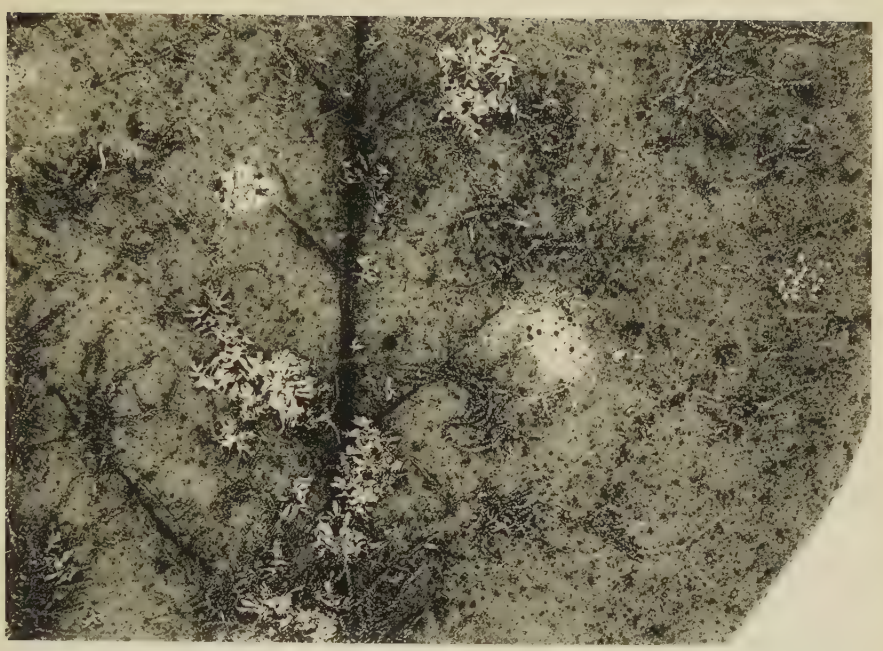
5

R. Lami, Phot. Bouan, Imp., Paris

Hépatiques épiphylles I

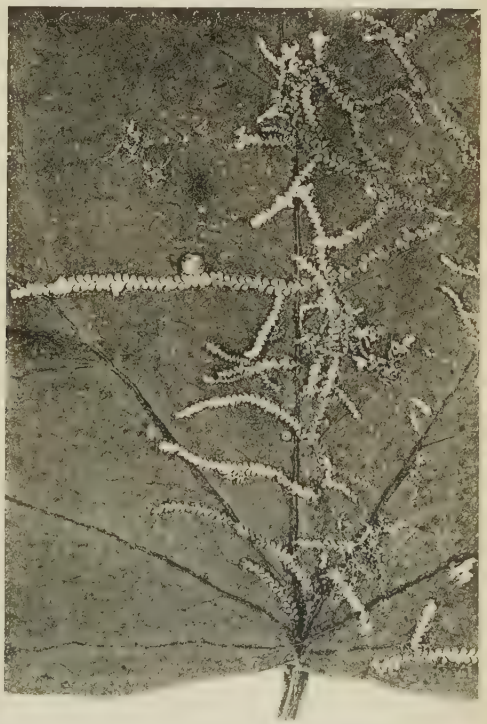
PLANCHE II

Fig. 1. *Colura calyptrifolia* (Hook.) Tayl. et *Drepanolejeunea hamatifolia* (Hook.) Schffn. sur feuille de *Persea azorica* Seub. (pentes N. E. du Pico da Vara, S. Miguel, 875 m.) gross. 5 env.; fig. 2, *Cololejeunea minutissima* (Sw.) Schffn. c. *per.*, sur feuille de *Camelia* (Parc José do Canto, Lagoa das Furnas, alt. 290 m.) gross. 3; fig. 3, *Lejeunea patens* Lindb., *Colura calyptrifolia* (Hook.) Tayl. et *Aphanolejeunea microscopica* (Tayl.) Evs., sur feuille d'*Hedera canariensis* Willd. (pentes N. de la Serra Trunqueira, S. Miguel, alt. ca. 750 m.) gross. 3.



1

2



3

R. Lami, Phot. Bouan, Imp., Paris

Hépatiques épiphylles II

MICROPLANCTON DA REGIÃO DA FOZ DO DOURO

por

ALBERTO CANDEIAS
(Professor do Liceu de Gil Vicente, Lisboa)

A presente lista de formas planctónicas, começada a organizar há já alguns anos mas interrompida por mais de uma vez, só agora se apronta para satisfazer o pedido de colaboração no número do Boletim da Sociedade Broteriana, a publicar em memória do falecido Professor Doutor Luiz Carrisso.

Uma dupla e forte razão nos levou a considerar a aceitação dêsse pedido como o cumprimento indeclinável de um dever,— mesmo depois de considerar as inevitáveis limitações a que tal colaboração estava sujeita.

A-pesar-de, talvez, não mais do que numa ocasião termos tido a honra de conversar com o Dr. Luis Carrisso, dêle recebemos freqüentes provas de deferência, já traduzidas na generosa cedência de publicações que nos eram necessárias, já expressando-se por incitamentos cheios de entusiasmo e compreensão, a prosseguirmos nos trabalhos de sistemática a que ocasionalmente nos dedicáramos e cuja natureza tinha para o ilustre Professor a sedução que advem do seu intrínseco interêsse biológico, e, mais pessoalmente. o valor sentimental de uma recordação dos seus primeiros passos como Naturalista.

Por outro lado, o acrescentamento de alguns elementos para o conhecimento da microflora planctónica das águas costeiras portuguesas, conhecimento que, deve dizer-se, está muito longe de ser sequer satisfatório, não ficaria mal numa co'ectânea de trabalhos de biologia, destinada a prestar homenagem à memória infinitamente digna de

aprêço de um botânico cuja tese de doutoramento exactamente versou o assunto, com averiguada meticulosidade. E, quanta persistência e paciência o falecido professor pôs na execução dêsse seu notável trabalho, valiosíssimo como primeira resenha sistemática da população planctónica das costas portuguesas, só quem, alguma vez, ocupou horas sôbre horas em luta com as dificuldades de tais estudos e a escassez de elementos de trabalho indispensáveis, com que, declaradamente, também êle se viu a braços, — só alguem nessas condições poderá exactamente e justamente avaliar.

Aqui deixamos, pois, como expressão da nossa devida e sincera gratidão pela memória do naturalista ilustre, estas achegas modestas para a organização do levantamento planctónico das nossas águas costeiras, levantamento que o malogrado Professor iniciou como simples particular mas com clara compreensão da sua importância e entusiasmo môço, mas que, infelizmente, poucos têm prosseguido com continuidade e à sombra do auxílio indispensável à realização de tão útil tarefa.

Lisboa, Junho de 1938.

ALBERTO CANDEIAS

LISTA DE ESPÉCIES

O matérial que nos serviu para a elaboração desta lista é o mesmo sôbre que organizámos um outro trabalho publicado em 1932 (1), e foi colhido na Foz do Douro em Agôsto de 1931. Pora aqui transcrevemos, resumindo-o, o quadro das estações, que então apresentámos. Quando no texto da presente nota nos referimos às amostras em que encontrámos os organismos estudadas ou apenas registados, o algarismo romano a seguir à letra A, corresponde ao número da colheita respectiva.

A. I. — Dentro e à saída do Pôrto de Leixões. 5 de Agôsto, das 9 1/2 às 10 1/2 horas.
A. II. — 1 milha em frente do Molhe de Carreiros. 8 de Agôsto, das 9 1/2 às 10 1/2 horas.
A. III. — 200 metros em frente do aqüário da Foz. 13 de Agôsto, das 9 1/2 às 10 1/2 horas.
A. IV. — Junto ao Molhe de Carreiros. 21 de Agôsto, das 10 às 10 1/2 horas.
A. V. — Entre Leixões e o Molhe de Carreiros, 1 milha ao mar. 26 de Agôsto, das 9 às 10 horas.

As figuras que acompaham o texto foram primitivamente desenhadas com a ampliação 500, e reproduzidas depois com a redução de 2/3.

(1) «Nota sôbre algumas espécies de *Tintinnoinea*», nos «Anais da Faculdade de Ciências do Porto», Tomo XVII.

PERIDINIALES

DINOPHYSIACEAE

Phalacroma rotundatum (Claparède e Lachmann)

Paulsen, 1908, p. 17, fig. 18. Candeias, 1930, p. 14, est. I, figs. 15, 16. Paulsen, 1930, p. 32, fig. 17.

Encontrado um único exemplar em A. I, que corresponde à variedade *laevis* de Jorgensen, caracterisada por ter a espinha inferior da barbatana longitudinal, forte e terminada em forma de massa.

Dinophysis sacculus Stein

Fig. 1

Pavillard, 1905, p. 59. est, III, fig. 10 (*D. acuminata* Cl. e Lach, e var. *reniformis*). ? Carrisso, 1911, p. 93, est. II, fi. 2 *(D. ovum)* Pavillard, 1916, p. 59, est. II, fig. 9. Paulsen, 1930, p. 34, fig. 18.

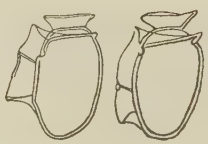


Fig. 1

Atribuimos a esta espécie, que não será talvez mais do que uma forma de águas temperadas, da espécie boreal *D. acuminata*, Cl. e Lach, alguns exemplares que em geral concordam com a descripção de qualquer daquelas espécies e, principalmente, com a figura de Paulsen (1930), exceptuada a ausência neles, de protuberâncias posteriores: o contôrno é perfeitamente liso. Dimensões: comprimento

total 52 μ; largura máxima, na altura da 2.ª espinha que suporta a barbatana, 32 μ.

A espécie que Carrisso designa por *D. ovum* Schüt, é, provàvelmente, esta espécie de Stein. *D. ovum*, é muito muito mais regularmente oval.

Raríssimo em A. V.

Dinophysis tripos Gourret

Paulsen, 1908, p. 19, fig. 20 *(Dinophysis homunculus*, var *tripos)*. Lebour, 1925, p. 82, fig. 22. Candeias, 1930, p. 17, est. I, fig. 24.

Encontrados apenas uma vez em A. V, dois indivíduos gêmeos ainda unidos.

Fig. 2

Dinophysis caudata Kent

Fig. 2

Pavillard, 1916, p. 56, fig. 15, A, B (*Dinophysis homunculus* Stein). Candeias, 1930, p. 16, est. I, figs. 22, 23. Paulsen, 1930, p. 34, fig. 19.

Ainda que não tenhamos podido consultar o trabalho de Jörgensen (1923) em que êste autor trata de pôr alguma ordem na arrumação das formas desta espécie, atendendo ao que dissemos anteriormente (1930) e à figura de Paulsen (1930), podemos considerar os raros exemplares da forma que encontrámos nas presentes colheitas como da variedade *abbreviata* de Jörgensen.

PERIDINIACEAE

Goniaulax spinifera (Claparède e Lachmann)

Carrisso, 1911, p. 93, est. II, figs. 3-5. Lebour, 1925, p. 92, est. III, figs. 1a-1b. Candeias, 1930, p. 18, est. I, fig. 26.

Raríssimo em A.I.

? Goniaulax apiculata (Penard)

Fig. 3

Paulsen, 1908, p. 31, fig. 39. Lebour, 1925, p. 95, fig. 29.

Só a título provisório referimos a forma que representamos, a esta espécie, uma vez que não pudemos ver a tabulação característica do género. Em todo o caso, afora o contôrno da epiteca que é mais regular no nosso exemplar do que nas representações da espécie, dadas por aqueles autores, a forma geral é a mesma. Comprimento total, 37 μ; diâmetro transverso, 27 μ. O habitat atribuido à espécie, por aqueles autores cujos trabalhos se referem ao Mar do Norte e adjacentes: «água dôce, raro em água de baixa salinidade e no mar de Aral», (a salinidade no local da colheita não deveria ser muito baixa), não vem emprestar grandes probabilidades de que a determinação seja exacta.

Raríssimo em A.III.

Fig. 3

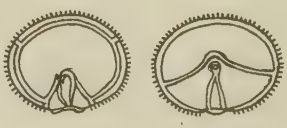


Fig 4

Diplopeltopsis minor Lebour

Fig. 4

Paulsen, 1908, p. 36, fig. 45. *(Diplopsalis lenticula* forma *minor)*. Lebour, 1922, p. 801, figs. 11-15.

Os exemplares que atribuimos a esta espécie, são figurados por Paulsen (1908) exactamente como se nos apre-

sentavam, excepção feita da pequena placa intercalar do lado esquerdo, que não era tão evidente. Algumas tinham uma coloração rosada. Dimensões variáveis, a supor que tôdas as formas com o aspecto geral que figuramos, pertenciam a esta espécie e não a algumas espécies dos géneros próximos *Peridiniopsis* e *Diplopsalis* com que é fácil confundi-las. O exemplar desenhado tinha de diâmetro transverso 47 μ e de diâmetro antero-posterior, 36 μ.

Raros em A.I e A.III. Comuns em A.IV, livres ou contidos em larvas de Polychetos.

? Peridinium intermedium n. sp.

Fig. 5

Entre as formas do género *Peridinium* que estudámos nas nossas colheitas e procurámos identificar com as espécies descritas nos trabalhos consultados, encontrámos alguns

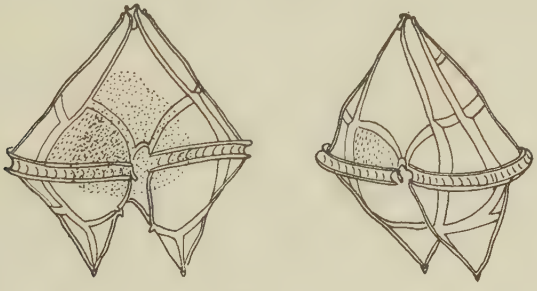


Fig. 5

exemplares que nos não foi possível referir a nenhuma dessas espécies. Consideramo-los provisòriamente uma forma à parte; e a designação específica que lhe atribuimos, refere-se ao facto de participar dos caracteres das espécies afins, principalmente *P. pentagonum* Gran, *P. conicum* (Gran) e *P. Leonis* Pavillard, que, demais, terão algumas vezes sido confundidas.

Os nossos exemplares pertencem claramente ao grupo Ortoperidinium. A célula tem um aspecto túrgido, de contôrno um pouco irregular, muito similhante ao desenho de Fauret-Fremiet (1908), fig. 8. A cintura eqüatorial é pràticamente circular, escavada, com listas bem visíveis. O

sulco longitudinal é profundamente aberto, com pequenos espinhos nas margens ventrais. As estrias intercalares são medianamente largas. As suturas dorsais das placas 2', 2" e 4', 6", e a ventral da placa 3' seguem-se em linha recta, como em *P. conicum;* as pontas à esquerda e à direita da abertura apical, são bem visíveis como em *P. Leonis.* Espinhos antapicais pequenos e sólidos.

Altura: 90-104 μ. Diâmetro transverso 88-99 μ.

Teriam sido provàvelmente exemplares como os que descrevemos, que Carrisso (1911), a título provisório, determinou como *P. pentagonum,* distinguindo claramente certos caracteres dos exemplares que examinou, diferentes dos daquela espécie. As dúvidas de Carrisso e as discrepâncias referidas, vêm aumentar a probabilidade de realmente estarmos em presença de uma forma nova que a perspicácia dêste autor suspeitou. À própria época da aparição dos seus exemplares: Julho e Agosto, coincide com a época em que colhemos os nossos.

Raro em A.IV e A.V.

Peridinium depressum Bailey

Paulsen, 1908, p. 53, fig. 67. Carrisso, 1911, p. 96, est. II, figs. 12, 13. Candeias, 1930, p. 20, est. II, figs. 32, 33. Candeias, 1934.

Provém dêste material os exemplares que estudámos (1934) sob o ponto de vista da sua variabilidade de forma e dimensões.

É muito diferente a sua abundância nas nossas cinco amostras: raro em A.I e A.III; comum em A.II; abundante em A.IV e A.V.

Peridinium oceanicum V. Höffen

Paulsen, 1908, p. 54, fig. 69. Candeias, 1930, p. 21, est. II, fig, 34. Paulsen, 1930, p. 66, fig. 37.

Os poucos exemplares que observámos, têm dimensões mais reduzidas do que as dadas pelos autores.

A-pesar-de ter sido colhido muito freqüentemente pelo «*Sylvana*» ao longo da costa portuguesa, nem Carrisso (1911) o cita nem aparece nas nossas colheitas de 1930 nem nas actuais em abundância: raríssimo em A. I e A. V.

Peridinium claudicans Paulsen

Fig. 6

Paulsen, 1908, p. 55, fig. 71. Carrisso, 1911, p. 98, est. II, figs. 14, 15. Lebour, 1925, p. 123, est. XXV, figs. 1a-1d. Peters, 1930, p. 76, figs. D, E.

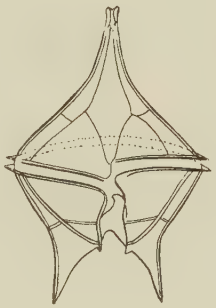


Fig. 6

Ainda que pelo comprimento que apresentam, os nossos exemplares pudessem melhor incluir-se na espécie próxima *P. oblongum*, pelas proporções e aspecto geral devemos considerá-los pertencentes à espécie de Paulsen, tendo, porém, que alargar o limite máximo do seu comprimento total para, até 119 μ.

Também êles não mostram um aspecto de contornos tão rotundos como os figurados pelos autores, particularmente quando vistos tão de frente como o indivíduo que desenhámos; esta posição é, porém, excepcional; o seu diâmetro transverso mede 72,8 μ, e o seu comprimento total, 119 μ, como acima dissemos; observámos exemplares menores, de 93 μ de comprimento total.

Raro em A. III, A. IV e A. V.

Peridinium ovatum (Pouchet)

Fig. 7

Fauret-Fremiet, 1908, p. 17, fig. 4. *(P. lenticulatum)*. Paulsen, 1908, p. 44, fig. 54. Carrisso, 1911, p. 95, est. II, figs. 6, 7. Lebour, 1925, p. 126, est. XXVI, figs. 1a-1d. Dangeard, 1927, p. 3, fig. 3.

Examinámos apenas raríssimos exemplares de Peridinium, que referimos a esta espécie apoiando-nos nas dimen-

sões da célula, na sua forma geral e na existência de dois espinhos antapicais alados.

Quanto às estrias intercalares que Lebour diz não existirem ou serem estreitas, são, pelo contrário, largas nos nossos exemplares. Exactamente êste desenvolvimento das estrias intercalares tornou-nos difícil distinguir a disposição das placas. Assim, por exemplo, a placa 1 parece losângica; e a representação, na figura, das linhas de contacto das placas precingulares na região dorsal é apenas aproximada.

Diâmetro transverso 83 μ; diâmetro antero-posterior 70 μ.

Raríssimo em A.I e A.V.

Peridinium divergens Ehremberg

Paulsen, 1908, p. 56, fig. 72. Carrisso, 1911, p. 98, est. III, figs. 16, 17. Candeias, 1930, p. 22, est. II, figs. 38-40. Paulsen, 1930, p. 63.

Entre os exemplares que observámos, feriu-nos especialmente a atenção um de pequenas dimensões (comprimento total: 78 μ; diâmetro transverso: 68 μ), com a superfície das placas singularmente eriçada de pontas.

Raríssimo em A.I, A.IV e A.V.

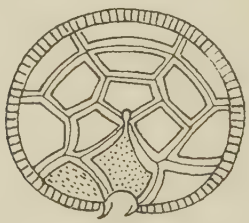


Fig. 7

Fig. 8

Peridinium pellucidum (Bergh) Schütt.

Fig. 8

Fauret-Fremiet, 1908, p. 221, fig. 7, est. XVI, fig. 10. Paulsen, 1908, p. 49, fig. 61. Lebour, 1925, p. 134, est. XXVIII, figs. 2a-2d. (*non* Carrisso, 1911, p. 96, est. II, figs. 10, 11).

Não foi sem algumas dúvidas que inicialmente referimos exemplares como o representado na fig. 8 à espécie *P. pellucidum*, já porque as suas dimensões (diâmetro transverso 72 μ; comprimento total 73 μ) excedem um pouco o limite máximo atribuido a essa espécie, já porque o contôrno geral da célula, quando vista de frente, é antes rômbico, pelo que se aproxima de *P. pallidum* Ostenfeld. O côrno apical é, também, mais longo do que o de qualquer daquelas duas espécies. O que, consideradas as descrições das duas espécies, fica como único caracter distintivo, é o facto de na primeira não existir compressão dorso-ventral. Ora os nossos exemplares não apresentam essa compressão. A consulta do trabalho de Fauret-Fremiet (1908) veio posteriormente decidir-nos a manter a primitiva identificação. Trata-se, com efeito, de exemplares de *P. pellucidum*, var. *acuta*, como se pode concluir comparando a figura que damos, com a dêste autor, as quais, salvas ligeiras diferenças, coincidem satisfatòriamente.

Raríssimo em A. IV e A. V.

Peridinium diabolus (Cleve)

Fig. 9

Pavillard, 1909, p. 279, fig. 2B. Carrisso, 1911, est. II, figs. 10, 11 *(P. pellucidum)*. Pavillard, 1916, p. 38, fig. 10. Lebour, 1925, p. 135, est. XXIX, figs. 2a-2c. Candeias, 1930, p. 27, est. II, figs. 49 (e p. 50, *P. formosum*). O. Paulsen, 1930, p. 57, fig. 29.

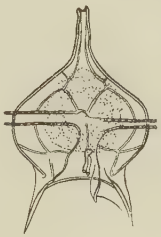


Fig. 9

Já em um trabalho anterior apresentámos as nossas dúvidas sôbre a necessidade da separação feita por Pavillard em 1909, das duas espécies. *P. diabolus* e *P. formosum*. Com efeito, comparando as descrições que êste autor dá do *P. formosum* (1909, 1916) parece dever concluir-se que a única diferença expressamente valível entre estaforma e o *P. diabolus* é o achatamento antero posterior da célula, pois que as dimensões dadas pelo autor no seu trabalho de 1916, e as calculadas sôbre a sua figura de 1909, tomando co-

mo base a ampliação com que esta é desenhada, não excedem em muito as de *P. diabolus*. Mas, como já dissemos (1930), tão pouco verificámos nos exemplares que, pelas dimensões, caíriam dentro da definição de *P. formosum*, pronunciada compressão dorso-ventral. Quanto à forma geral do corpo que é, realmente, nas duas figuras de Pavillard citadas, um pouco diferente, não está também relacionada com as dimensões, pois que o exemplar que figuramos e cujo contorno geral se aproxima mais do da representação feita pelo autor citado, de *P. formosum*, do que da de *P. diabolus*, tem apenas 68 μ de comprimento total (sem espinhos antapicais) e 55 μ de diâmetro transverso. A tabulação nos exemplares que examinámos é, mais ou menos nìtidamente, de *Paraperidinium*. Em todo o caso a dificuldade, que notara, em distinguir a forma da placa 1, é bem exemplificada pelo desenho de Pavillard (1909) que a figura com a forma losângica.

Relativamente à descrição de Carrisso (1911) relativa a *Peridinium pellucidam* (Bergh) Schüt, refere-se provàvelmente a esta espécie; e as figuras do mesmo autor, certamente, como já Paulsen (1930) fez notar.

Raríssimo em A.I, A.III, A.IV e A.V.

Ceratium furca Ehrenberg)

Carrisso, 1911, p. 106, est. V, figs. 33-35. Jörgensen, 1920, p. 17, figs. 7-12. Candeias, 1930, p. 29, est. III, figs. 57-59.

Também nas presentes colheitas encontrámos exemplares desta espécie com os diferentes aspectos já registados em 1930. Os que aparecem menos freqüentemente são os mais alongados, como o representado na fig. 58 (l. c.).

Raro em A.I e A.III; comum em A.V.

Ceratium fusus (Ehrenberg)

Carrisso, 1911, p. 106, est. V, fig. 36. Jörgensen, 1920, p. 41, fig. 30. Candeias, 1930, p. 31, est. III, figs. 64, 64a.

Raríssimo em A.I e A.III; comum em A.V.

Ceratium platycorne von Daday

Fig. 10

Paulsen, 1908, p. 74, fig. 97. Carrisso, 1911. p. 101, est. III, fig. 23. Jörgensen, 1920, p. 79, figs. 74, 75. Lebour, 1925, p. 153, figs. 50 a, 50 b. Paulsen, 1930, p. 86.

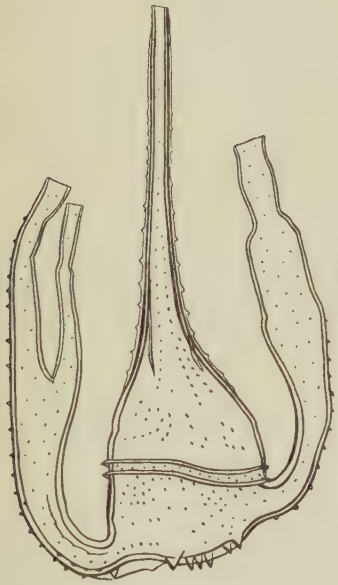


Fig. 10

Na colheita A. I encontrámos alguns exemplares da variedade ou forma *dilatatum* Karsten, e um único indivíduo caracterizado por ter o corno posterior direito dilatado irregularmente até três quartos da origem e bruscamente contraído no último quarto; e o esquerdo profundamente fendido. Incluiremos esta forma, seguindo Jörgensen, na forma *incisum* do tipo α.

Dimensões do exemplar que figuramos: comprimento total, 229 μ; diâmetro transverso, 62 μ.

Raríssimo em A. I.

Ceratium tripos (Müller)

Jörgensen, 1920, p. 47, fig. 34. Paulsen, 1930, p. 78, fig. 47.

Esta espécie que, como Jörgensen (1920) observou, fórma, através uma série de formas intermediárias, uma só unidade sistemática com o *C. pulchellum* Schröder, é representada nas nossas colheitas por muito poucos exemplares da variedade *atlanticum* Ostf. que constitui a transição, de limites muito mal definidos, para a forma *C. pulchellum*, f. *tripodioides*. Paulsen considera, mesmo, esta forma uma variedade de *C. tripos* (1930). Um dos exemplares observados tinha os cornos posteriores abertos e mais

estreitos na extremidade, dando a impressão de regeneração subseqüente a uma fractura ocasional.

A fig. 26 de Carrisso representa uma forma intermediária entre as duas variedades limites das espécies *tripos* e *pulchellum*. Quanto à fig. 27 parece-nos, antes, representar o *C. gracile* (Gourret).

Raríssimo em A. I, A. II, e A. V.

DIATOMALES

MELOSIRACEAE

Melosira Borreri Graville

Fig. 11

Forti, 1899, p. 477 (39). Peragallo, 1908, p. 446, est. CXX, figs. 1, 2. Carrisso, 1911, p. 13. Lebour, 1930, p. 26, fig. 30.

Raríssima em A. I.

Fig. 11

COSCINODISCACEAE

Coscinodicus Granii (Gough)

Fig. 12

Peragallo, 1908, p. 424, est. CXV, fig. 12 *(C. concinnus*, p. p.). Gran, 1905, p. 34-35, fig. 35. Lebour, 1930, p. 44-45, figs. 20, 21. Pavillard, 1931, p. 11, *(C. concinnus*, inclus: *G. Granii*,.

A legitimidade desta espécie, aliás controvertida por Péragallo (1908) e, ùltimamente, ainda por Pavillard (1931), parece-me suficientemente justificada. Se a escultura das valvas é como a de *C. concinnus*, as proporções e dimensões das células, a forma convexa e assimétrica radialmente, das faces valvares e a ausência de bandas intercalares, são caracteres suficientes para justificarem a distinção morfológica entre *C. Granii* e *C. concinnus*. Resta, é certo, o facto registado por Miquel (segundo Péragallo) de, por cultura, ter obtido ao lado de *C. concinnus* típico, «a forma de valvas inclinadas». Mas esta forma é admitida também

por Lebour que a ela se refere como podendo ser «às vezes levemente mais alta dum lado do que do outro».

Os exemplares que observámos correspondem às descrições de Gran e Lebour. Apenas a variação no diâmetro

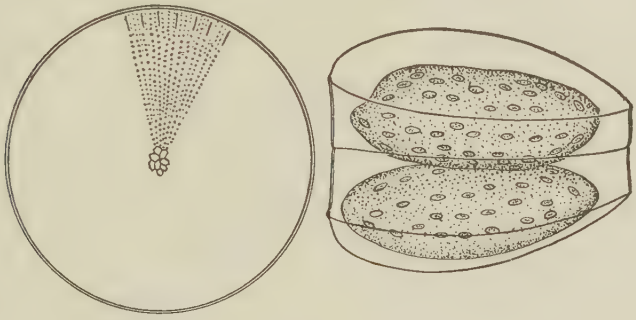


Fig. 12

das valvas vai de 93 a 165 μ, e a máxima e mínima largura da face sutural estão entre si como 5 para 2.

Não podemos afirmar que a espécie seja pela primeira vez registada nas nossas águas, porque Pavillard (1931), nas 2 estações ao longo das nossas costas, em que encontrou *C. concinnus*, não especifica se nelas aparece a forma típica se a «cuneiforme», segundo a designação de Peragallo. Carrisso (1911) que regista *C. concinnus* como uma das formas mais freqüentes e abundantes nas nossas colheitas, também não se refere à forma de «valvas inclinadas» ou por não a ter encontrado ou por, com Peragallo, não a distinguir de *C. concinnus*.

Em qualquer caso, restaria averiguar se esta forma «cuneiforme» ou de «valvas inclinadas» é realmente aquela a que *Gough* deu o nome de *C. Granii*.

Em A.I. é *Coscinodicus Granii* Gough (Gran, Lebour) a única espécie do género que aparece, e mesmo com relativa freqüência. Abundante em A. III, associada com outros que não pudemos determinar.

THALASSIOSIRACEAE

Thalassiosira rotula Meunier

Fig. 13

Pavillard, 1925, p. 7, fig. 6. Lebour, 1930, p. 60, est. II, fig. 5b.

Fig. 13

Segundo Ostenfeld (citado por Pavillard, 1925) a espécie *Th. hyalina*, registada por Carrisso (1911) é a *Th. rotula* de Meunier, com a representação da qual os nossos exemplares coincidem duma maneira geral: verificadas foram, também, a espessura relativamente grande e rigidez do filamento que une as diferentes valvas.

Raríssimo em A. III.

Schröderella Schröderi (Bergon)

Fig. 14

Pavillard, 1925, p. 23, fig. 33. Lebour, 1930, p. 68, 69, fig. 41. Paulsen, 1930, pp. 10, 11, fig. 2. Candeias, 1930, p. 40, est. V, fig. 84 (*Landeria borealis* Gran).

Fig. 14

Pavillard (1925) cita esta espécie como tendo sido colhida uma só vez durante o cruzeiro do «*Thor*» no verão, em frente do Cabo Finisterra.

Raríssimo em A. I, A. II, A. III.

SKELETONEMACEAE

Stephanopyxis turris (Grev.)

Fig. 15

?Carrisso, 1911, p. 14. Lebour, 1930, p. 73, fig. 45.

Não nos parece dar lugar a dúvidas a determinação dos exemplares que incluimos nesta denominação, já pelo seu aspecto geral, menos robusto do que o da espécie afim,

S. Palmeriana, (diâmetro das valvas: 22-44 μ; comprimento das células: 76-104 μ), já pela estrutura da sua rede alveolar que verificámos em mais de um exemplar ser constituida por malhas iguais.

Quanto aos exemplares que Carrisso (1911) examinou e incluiu nesta espécie, subsistem as dúvidas sôbre a legitimidade dessa inclusão: em primeiro lugar êste autor não figurou êsses exemplares; além disto a figura de Gran (1905) que consultou é imprecisa, e Peragallo (1908), que também cita, representa uma das valvas pela face valvar por forma tal que antes parece tratar-se de *S. Palmeriana*. As figuras das duas espécies apresentadas por Lebour (1930), uma original, outra segundo Pavillard (1925), bem como as descrições que as acompanham são, pelo contrário, muito elucidativas. Julgamos, pois, poder afirmar que as duas espécies, *Stephanopyxis turris* e *S. Palmeriana* se encontram no Atlântico e, em especial, nas costas de Portugal.

Raríssimo em A. I e A. II. Comum em A. IV.

Fig. 15

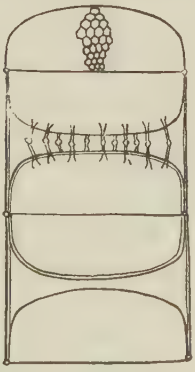


Fig. 16

Stephanopyxis Palmeriana (Grev.) Grunow.

Fig. 16

Peragallo, 1908, p. 439 *(S. turgida?)*, est. CXXI, fig. 1. ? Carrisso, 1911, p. 14 *(S. turgida)*. Pavillard, 1925, p. 5, fig. 3. Lebour, 1930, p. 74, fig. 47.

Esta espécie distingue-se fàcilmente de *S. Turris*, pela sua forma mais robusta e, principalmente, pela rede hexa-

gonal que ornamenta as valvas, cujas malhas vão diminuindo gradualmente para o bôrdo valvar, quando vistas lateralmente. O diâmetro das valvas dos exemplares que examinámos varia de 73 a 78 μ, e o comprimento das células de 60 a 96 μ. A cadeia mais longa era formada por 6 células ainda agrupadas 2 a 2.

Comum em A.I e A.II.

LEPTOCYLINDRACEAE

Leptocylindrus danicus (Cleve)

Fig. 17

Pavillard, 1925, p. 24, fig. 35. Candeias, 1930, p. 4, est. V, fig. 85 (e p. 4, est. V, fig. 86; *Guinardia flacida* (Castr.)?).

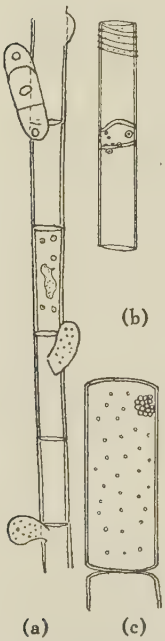


Fig. 17

A par de uma cadeia de 6 indivíduos da espécie, bem caracterizados, mas sem extriação aparente da frústula, em que 4 das células emitiam vesículas cujo conteúdo estava em continuidade com o citoplasma das células mãis (vesículas auxosporais?), encontrámos um outro exemplar, constituído por quatro células; um pouco mais largas do que aquelas (14μ), providas de uma estrutura espiralada nítidamente visível. Uma das células apresentava uma vesícula interior de aspecto diferente das acima referidas.

Já num trabalho anterior tiveramos dúvidas em referir alguns exemplares como os representados na fig. 17 (c), à espécie do Género próximo, *Guinardia flacida*, apesar da sua grande similhança com a figura de Meunier (1915) referente a esta espécie.

Aparecem-nos, de novo, exemplares como aqueles, sem o mínimo vestígio do dente na margem valvar que serve para imbricar as células umas nas outras. Por outro lado Pavillard (1925) refere-se a exemplares provenientes do

mar de Alboran com dimensões excepcionais, 30 μ (de largura?); a largura das valvas dos nossos exemplares varia de 31 a 42 μ. Estrutura de face sutural invisível. Só muito dubitativamente propomos a inclusão de exemplares como êstes na espécie *Leptocylindrus danicus* e, mesmo, no género *Leptocylindrus*.

As duas primeiras formas são raríssimas em A.I. A última, rara em A.I. e A.II.

RHIZOSOLENIACEAE

Rhizosolenia semispina Hensen

Fig. 18

Pavillard, 1925, p. 32, fig. 49. Candeias, 1930, p. 42, est. V, figs. 91, 91a.

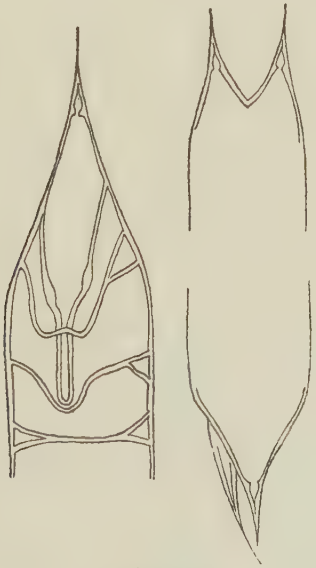


Fig. 18

A acrescentar ao que já dissemos (1930) sôbre as espinhas terminais, ocorre-nos sugerir que aquelas, nas extremidades livres, se apresentarão em geral partidas, pois que

nas cadeias de células, as extremidades sobrepostas apresentam as espinhas um pouco mais longas mas sem nunca excederem o diâmetro das células. Excepcionalmente encontrámos exemplares mais estreitos (24μ) com a caliptra e a sêda terminal mais alongadas: (68 + 48 μ).

Alguns exemplos de deformação da caliptra são dignos de menção geral. E especialmente num caso, uma célula, de diâmetro normal terminava por calíptras geminadas e deformadas.

Raríssima em A.V. Comum em A. I. e A. III. Abundante em A II.

Fig. 19

Rhizosolenia robusta *Norman*

Fig. 19

Peragallo, 1908, p. 461, Pl. CXXIIII, figs. 1,2. Carrisso, 1911, p. 20. Pavillard, 1925, p. 29, fig. 43. Lebour, 1930, p. 94, fig. 68.

O único exemplar da espécie que observámos era constituído pelo produto da divisão de duas células que se conservavam ainda unidas, com as seguintes dimensões: comprimento, 675μ; largura máxima 140μ. A sêda terminal, ausente da extremidade jóvem, quando separada esta da célula mãi, é bem visível na extremidade da última, saindo do tôpo de um processo ôco. Raríssimo em A. I.

Rhizosolenia Shrubsolei Cleve.

Fig. 20

Cleve, 1881, p. 26. Pavillard, 1925, p. 31, fig. 46. Lebour, 1930, p. 96, fig. 69.

Não pudemos ver claramente a disposição escamiforme das bandas intercalares; apoiamos, por conseqüência, esta determinação na estrutura do processo apical o qual, segundo Lebour (1930), que se apoia em Mangin (1913), é ôco, com duas asas muito pequenas na base, as quais se estendem até 1/3 da espinha terminal e não se prolongam pela própria valva, enquanto em *R. styliformis*, a cavidade do processo apical se prolonga pela valva e as asas nascem na própria valva e terminam próximo da base do processo.

Largura de um dos exemplares examinados: 22 μ; comprimento do processo com a sêda, 12 μ. Células separadas ou em grupos de 2; nestes é mais nítida a estrutura do processo terminal das extremidades imbricadas.

Raríssima em A.I. Rara em A.II.

Fig. 20

Rhizosolenia alata Brightu

Candeias, 1930, p. 41, est. V, figs. 87,88.

Encontramos nas nossas amostras células de diâmetros muito diferentes, (5μ, 7,5μ, 9μ, 10μ, 12,5μ 13,7μ) correspondentes, por conseqüência, às duas formas, *gracillima* e *genuina*. Esta pode pois encontrar-se associado à forma *gracillima* no habitat litoral característico desta última.

Comum em A.I, A.II e A.III. Abundantíssima em A.IV e A.V.

Rhizosolenia Stolterfothii H. Péraq.

Candeias, 1930, p. 42, est. V. fig. 90.

Raríssima em A.I e A.II.

CHAETOCERACEAE

Chaetoceros densum Cleve

Fig. 21

Gran, 1905, p. 67, fig. 79. Carrisso, 1911, p. 21. Lebour, 1930, p. 115, fig. 81. ? Candeias, 1930, p. 43, est. V, fig. 93 (*Chaetoceros Eibenii*).

Examinada uma única cadeia de células de 30 μ de diâmetro e 25 μ de comprimento com as aberturas intercelulares pequenas mas visíveis, e as sedas laterais inseridas por dentro das margens das valvas. A espécie que noutro lugar (1930) registámos como *C. Eibenii* Meunier, é, muito provavelmente, esta mesma.

Raríssima em A. I.

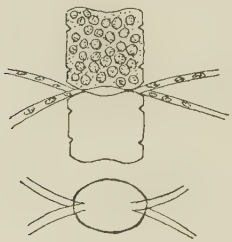


Fig. 21

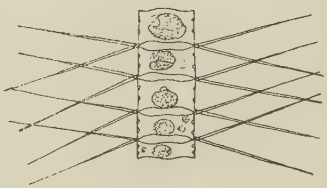


Fig. 22

Chaetoceros constrictum Gran

Fig. 22

Gran, 1905, p. 80, fig. 96. Lebour, 1930, p. 134, fig. 98.

O exemplar que referimos a esta espécie, único encontrado nas nossas amostras era constituido por uma cadeia de 19 células. Largura das células 22,5 μ, sempre menos longas que largas. Não observadas sedas terminais.

Raríssimo em A. III.

Chaetoceros pelagicum Cleve

Fig. 23

Gran, 1908, p. 83, fig. 101. Pavillard, 1925, p. 48 (V. *C. laciniosum*). Lebour, 1930, p. 137, *(C. laciniosus)*.

Uma cadeia de cinco células de 10 μ de diâmetro e espaços intercaláres de 10 μ a 12 μ, é todo o material que incluimos nesta espécie.

A forma é, segundo Pavillard, caracterizadamente pelágica e, segundo Gran, uma forma da espécie nerítica, *C. laciniosus* com que habitualmente se parece. Mas as dimensões e proporções do nosso exemplar, bem como o seu aspecto geral, coincidem flagrantemente com a figura de Gran.

Raríssima em A.I.

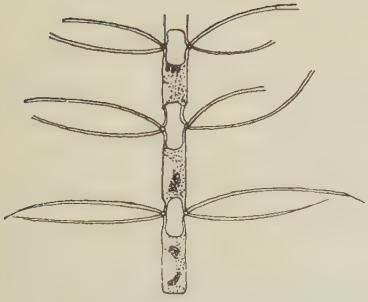


Fig. 23

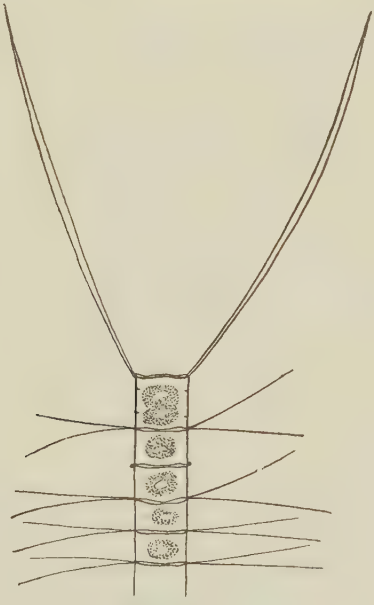


Fig. 24

Chaetoceros affines Lauder

Fig. 24

Pavillard, 1925, p. 47, fig. 74, Lebour, 1930, p. 135, fig. 99.

Não pudemos observar nos exemplares que referimos a esta espécie, nem os auxosporos, de forma constante, nem a pequena verruga no centro das valvas terminais, que, segundo Gran e Yendo (1914) citados por Pavillard (1925),

caracterizam a espécie e tôdas as formas que nela são actualmente incluídas. Mas não conhecemos outra espécie em que possamos incluir aqueles, nem a larga distribuïção geográfica de *C. affinis* invalida radicalmente a nossa determinação que, no entanto, consideramos sujeita a ser rectificada.

Raríssimo em A.I.

Chaetoceros diadema (Ehrb)

Fig. 25

Gran, 1905, p. 84, fig. 102. Pavillard, 1925, p. 49, fig. 77.

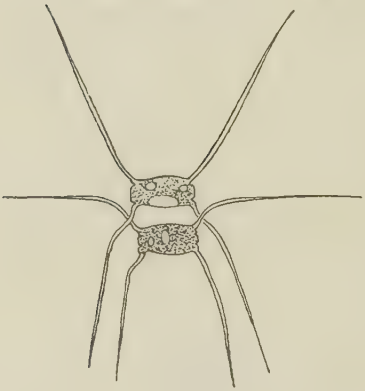


Fig. 25

A determinação dos indivíduos que referimos a esta espécie, como as dos que incluímos nas outras espécies do mesmo género é, na ausência de endosporos, bastante problemática e susceptível de ser corrigida. Por isso procurámos reproduzir o seu aspecto geral o mais exactamente que nos foi possível, para assim proporcionarmos um elemento indispensável à confirmação ou infirmação dessas determinações. As dimensões do exemplar que representamos eram as seguintes: largura das valvulas, 21 μ; comprimento, 12,5 μ; espaço intervalvar, 10, μ, medido ao meio, onde é mais estreito.

Raríssimo em A.I.

Chaetoceros pseudocurvisetum Mangin

Candeias, 1930, p. 44, est. V, fig. 26.

Muito comum em A.I. Abundante em A.II. Raro em A.III.

BIDDULPHIACEAE

Biddulphia mobiliensis (Bail) Grun.

Fig. 26

Pavillard, 1925, pág. 55, fig. 96. Lebour, 1930, p. 174, fig. 34.

Encontrados raríssimos exemplares desta espécie em A. I, A. III, A. V.

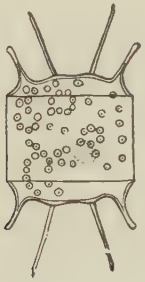


Fig. 26

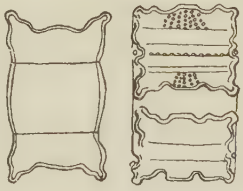


Fig. 27

Biddulphia obtusa Kützing

Fig. 27

Péragallo, 1908, p. 381, pl. XCVIII, fig. 2. Lebour, 1930, p. 179, fig. 139.

O aparecimento desta espécie nas águas portuguesas não foi ainda registado, tanto quanto podemos concluir da bibliografia de que dispomos que, aliás, é parca. Apenas observei um exemplar com 65 μ de comprimento e 37,5 μ de largura, e outro em divisão, em A. I.

Hermiaulus Hauckii Grun

Fig. 28

Candeias, 1930, p. 45, est. V, figs. 101, 101 a.

Raríssimo em A. II.

Ditylium Brightwelli (West.)

Fig. 29

Peragallo, 1908, p. 395. est. XCVI, fig. 6-11. Carrisso, 1911, p. 23. Pavillard, 1925, p. 53, fig. 91. Lebour, 1930, p. 186, fig. 146 (a).

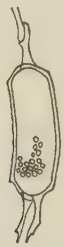


Fig. 28

Fig. 29

Os poucos exemplares desta espécie, que examinámos, não eram providos de corôa de espinhos terminal. Diâmetro transverso 25 μ.

Raríssimo em A. I.

EUCAMPIACEAE

Eucampia Zodiacus Ehr.

Fig. 30

Peragallo, 1908, p. 376, est. XCV, fig. 2. Carrisso, 1911, p. 23. Pavillard, 1925, p. 53, fig. 89. Lebour, 1930, p. 187, fig. 147.

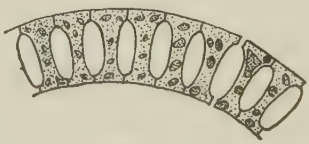


Fig. 30

Abundante em A. I e A. III.
Abundantíssima em A. II.

FRAGILARIACEAE

Thalassiothrix Frauenfeldii (Grunow)

Fig. 31

Péragallo, 1908, p. 321, est. 81, fig. 15. Pavillard, 1925, p. 59, fig. 106.

Fig. 31

Observada uma só célula de 250 μ de comprimento e 7,5 μ de largura.

Raríssima em A. I.

TABELLARIACEAE

Rhabdonema Adriaticum Kützing

Fig. 32

W. Smith, 1856, p. 35, est. XXXVIII, figs. 305 b, 305 a, b. Forti, 1899, p. 476 (38). Carrisso, 1911, p. 26. Pavillard, 1925, p. 57, fig. 102. Lebour, 1930, 202, fig. 264.

Comprimento das valvas variável entre 62 e 145 μ.

Raríssimo em A. I.

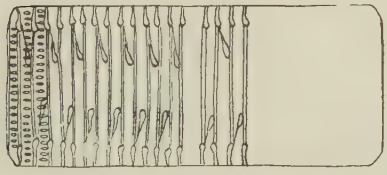


Fig. 32

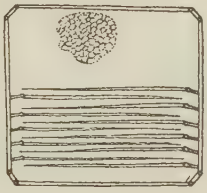


Fig. 33

Striatella unipunctata Ag.

Fig. 33

Péragallo, 1908, p. 360, est. LXXXIX, fig. 1. Pavillard, 1925, p. 58, fig. 104. Lebour, 1930, p. 200, fig. 162.

Raríssimo em A. I

Grammatophora oceanica Ehr.

Fig. 34

Peragallo, 1908, p. 354, est. LXXVII, fig. 9-11. Candeias, 1930, p. 46, est. V, fig. 102.

O referirmos os exemplares que representamos, à espécie *oceanica*, resulta de, como já sucedera num trabalho anterior (1930), não termos podido observar a estriação, muito fina na espécie, o que a distingue de *G. marina*. É, ainda, na forma *communis* que incluimos os presentes exemplares. O que representamos com mais pormenores tinha de comprimento total 38 μ e de largura 12 μ.

Raríssima em A. I.

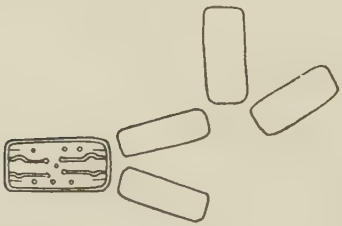


Fig. 34

Fig. 35

Grammatophora serpentina Ehr.

Fig. 35

Peragallo, 1908, p. 356, est. LXXXVII, fig. 3.

Comprimento total, 60 μ; largura 36 μ.

Raríssima em A. I.

Lycmophora flabellata Ag.

Fig. 36

W. Smith, 1853, est. XXVI, fig. 234, est. XXXII, fig. 234. Peragallo, 1908, p. 344, est. LXXXIV, fig. 1.

Examinadas, sôbre o mesmo suporte duas colónias de 6 e 9 indivíduos, respectivamente, e indivíduos destacados. Comprimento das frustulas 171 μ.

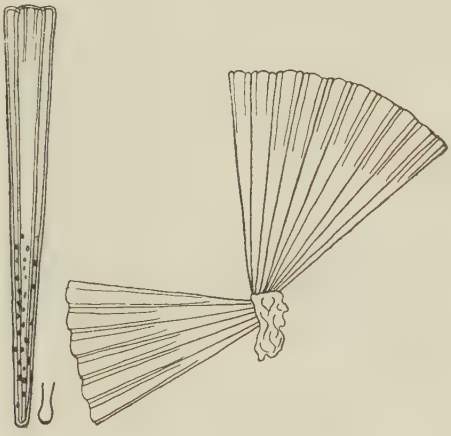
Comum em A. II.

Lycmophora Lyngbyei K.

Fig. 37

Peragallo, 1908, p. 349, est. LXXAV, figs. 9-12. Carrisso, 1911, p. 26. Lebour, 1930, p. 203, fig. 165. Candeias, 1930, p. 46, est. V, fig. 103.

Raríssimo em A. I.



(a) (b)

Fig. 36, (a) × 330; (b), × 165

NAVICULACEAE

Navicula liber Sm.

Fig. 38

W. Smith, 1853, p. 48, est. XVI, fig. 133. Peragallo, 1908, p. 71, est. IX, figs. 5, 6.

Bela diatomácea, de escultura muito visível. Comprimento 107 μ; largura 20 μ.

Raríssimo em A. I.

Navicula Crucicula (W. Smith)

Fig. 39

Smith, 1853. p. 60, est. XIX, fig. 192 (*Stauroneis crucicula*). Peragallo, 1908, p. 60, est. VII, fig. 47.

Comprimento da valva 47 μ, largura 14 μ.

Raríssimo em A. I.

?Navicula Beyrichiana A. S.

Fig. 40

A. Schmidt, 1873-904, est. 69, fig. 16, 17. Peragallo, 1908, p. 122, est. XVI, fig. 8-10.

Comprimento da valva 97 μ; largura na região contraída 25 μ.

Raríssimo em A. I.

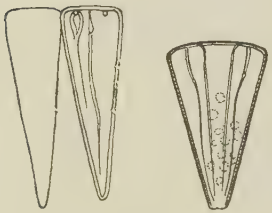


Fig. 37

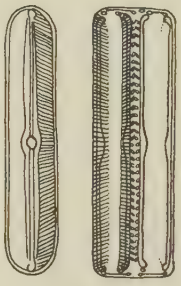


Fig. 38

Fig. 39

Schizostauron sp ?

Fig. 41

Cleve, 1880, p. 16, est. III, fig. 44. Cleve, 1893, p. 151. Engler, 1928, p. 278.

Cleve (1893) reproduz de Grünov a diagnose do género *Schizostauron*, nos seguintes termos: «Frustulia naviculaceae, valvis ovatis vel lanceolatis nodulus centrali transversim dilatato. lineari, utroque fine bifido.»

Antes de conhecer esta descrição e a figura que o mesmo autor dá de *S. crucicula* em 1880, observámos e desenhámos um exemplar de *Navicula* com a divisão do *stauros* característica do sub-género.

Das espécies europeias do género, cita Cleve (1893): *S. sagitta* Cl., que diz ser muito similhante na forma a *S. linearis* W. S. (W. Smith, 1853, p. 60, est. XIX, fig. 193) e *S. Reichardtianum* Grun, que não conhece.

O nosso exemplar distingue-se de *S. sagitta* por não ter as margens trionduladas; e de *S. Reichardtianum* por não ter os ramos dos *stauros* arqueados, bem como pelas

dimensões. Não se trata, pois, de nenhuma destas espécies. A-pesar-de uma pronunciada similhança de forma e de dimensões entre o exemplar de que tratamos e *S. Crucicula* Grun., tão pouco deve tratar-se desta espécie, de habitat americano.

Será, porventura, uma espécie nova, de água dôce ou de baixa salinidade. Como, porém, não pudemos examinar a estriação, limitamo-nos a representar o exemplar visto pela face valvar, sutural e um pouco de escorço.

Comprimento total 35 μ; largura 11 μ.

Raríssimo em A. I.

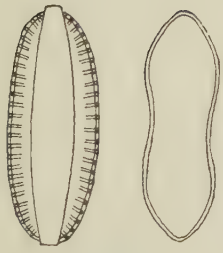


Fig. 40

Fig. 41

Fig. 42

Fig. 43

Pleurosigma fasciola Sm.

Fig. 42

Smith, 1853, p. 67, est. XXI, fig. 211. Peragallo, 1908, p. 173, est. XXXIV, fig. 30-32.

Não conseguimos observar a estriação dos exemplares que estudámos. A sua determinação funda-se, pois, sòmente na forma geral da valva e nas suas dimensões: 150 μ de comprimento, 12,5 μ de largura.

Raríssimos exemplares em A. I.

NITZSCHIACEAE

Nitzschia rigida K.

Fig. 43

W. Smith, 1853, p. 45, est. XV, fig. 128 *(Amphipleura Sigmoidea)*. Peragallo, 1908, p. 291, est. LXXIV, fig. 8, 9.

Além do exemplar que desenhámos, observámos um outro com as extremidades menos atenuadas.

Dimensões do exemplar representado: comprimento 130 μ; largura 5 μ. 12 pontos carenais em 10 μ.

Raríssima em A. I.

Fig. 44. × 220 Fig. 45. × 260 Fig. 46

Nitzschia longissima Ralfs

Fig. 44

Peragallo, 1908, p. 293, est. LXXIV, fig. 20. Pavillard, 1925, p. 62, fig. 114.

Examinados 3 exemplares de comprimento 305 μ, 307 μ e 362 μ, compreendendo os dois prolongamentos terminais. A parte central tinha de comprimento um

pouco mais de 1/4 do comprimento total. A forma destes exemplares leva-me a inclui-los na forma *typica.*

Um outro exemplar de 244 μ de comprimento total e com a parte central mais dilatada pertencerá à var. *closterium.*

Rara em A. I.

Nitzschia insignis Greg.

Fig. 45

W. Smith, 1853, p. 39, est. XIV, fig. 116 *(N. spectabilis).* Peragallo, 1908, p. 295, 296, est. LXXV, fig. 3, est. LXXVI, fig. 1.

Examinados 3 únicos exemplares respectivamente de 268 μ, 237 μ e 252 μ de comprimento total e os dois últimos 28 μ e 25 μ de largura, com a curvatura característica de var. *Smithii.*

Raríssima em A. I.

Nitzschia seriata Cleve

Peragallo, 1908, p. 300, est. LXX, fig. 28. Carrisso, 1911, p. 28. Candeias, 1930, p. 46, est. V, fig. 104.

Raríssima em A. I e A. II.

FRAGILARIACEAE

Thalassiotrix nitzschioides Grun.

Fig. 46

Peragallo, 1908, p. 320, est. LXXXI, figs. 17, 18. *(Thalassionema nitzschioides).* Carrisso, 1911, f. II, p. 27. Lebour, 1930, p. 198, fig. 160.

O único exemplar que examinámos media 68 μ de comprimento, e o par de células unidas, conjuntamente 16 μ de largura.

Raríssimo em A. I.

SURIRELLACEAE

Surirella gemma Ehr.

Fig. 47

Peragallo, 1908, p. 254, est. LXVIII, fig. 4. Pavillard, 1925, p. 63, fig. 115. Lebour, 1930, p. 214, fig. 180 (b).

Raríssima em A.I.

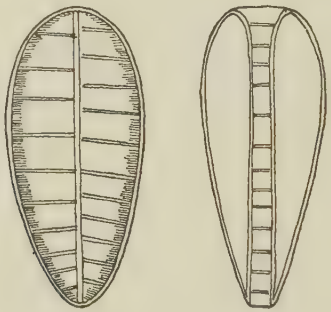


Fig. 47

Surirella splendida Ehr.

Fig. 48

V. Heurk, 1899, p. 371, est. 12, figs. 577, 577. Peragallo, 1908, p. 255, est. LXVII, fig. 6. Engler, 1928, p. 298, fig. 409 A-B.

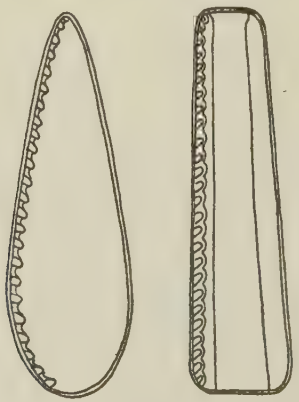


Fig. 48

Os raros exemplares que examinámos e referimos a esta espécie correspondem tanto pelo aspecto valvar como

pelas dimensões a *S. splendida*. O aspecto sutural, porém é, antes, o de *S. robusta*, segundo V. Heurk, de que *S. splendida* não é, segundo Peragallo, senão uma forma pequena.

Tanto a espécie *robusta* como as suas diferentes formas, são de água dôce, mas, de acôrdo com êste último autor, encontram-se por vezes em águas de fraca salinidade, o que é o caso do local onde a colhemos.

Rara em A. I.

BIBLIOGRAFIA CITADA

PERIDINIACEAS

CANDEIAS, A. 1930. *Estudos de Plancton na Baía de Sesimbra.* Bull. Soc. Port. Sc. Naturelles, XI, 3.

CARRISSO, L. W. 1911. *Materiais para o estudo do Plancton na Costa Portuguesa.* Sep. fasc. I.

DANGEARD, P. 1927. *Notes sur la variation dans le genre Peridinium.* Bull. Inst. Océn. 507. Monaco.

FAURET-TREMIET, E. 1908. *Études descriptives des Peridiniens et des Infusoires ciliés.* Ann. des Sc. Nat. Zool. 7. 1908.

JÖRGENSEN, E. 1920. *Mediterranean Ceratia.* Rep. Dan. Ocean. Exp. 1908. 10.

LEBOUR, M. V. 1922. *Plymouth Peridians, I. Diplopsalis lenticula and its relatives.* Journ. Mar. Biol. Ass. 12. 1925. The Dinoflagellates of northenseas.

PAULSEN, O. 1908. *Peridiniales. Nordisches Plankton.*

—— 1930. *Études sur le Microplancton de la Mer d'Alboran.* Trabajos Inst. Español Oceanografia. 4.

PAVILLARD, J. 1905. *Recherches sur la flore pèlagique de l'étang de Thau.* Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier. Série mixte. Mém. 2.

—— 1909. *Sur les Péridiniens du Golfe du Lion.* Bull. Soc. Bot. de France. 55.

—— 1916. *Recherches sur les Peridiniens du Golfe de Lion.* Trav. Inst. Bot. Univ. Montpellier. Série Mixte. Mém. 4.

DIATONEÁCEAS

CANDEIAS, A. 1930. *Estudos de Plancton na Baía de Sesimbra.* Bull. Soc. Port. Sc. Naturelles, XI, 3.

CARRISSO, L. W. 1911. *Materiais para o Estudo da Plancton na Costa Portuguesa.* Sep.. fasc. II.

CLEVE, P. T. 1881. *On some new and little Known Diatoms.* Klongl. Svenska. Vet-Ak. Handl, XVIII, 5. 1894-95. Synopsis of the Naviculoid diatoms.

—— Ibid. XXVI, XXVII, 2, 3.

FORTI, A. 1899. *Contribuizioni Diatomologiche. III. Florula porthoghese (Diatomee della foce del Duero).* Atti del Reale Is. Veneto di Sci. etc. LVIII. 2.ª.

GRAN, H. 1905. *Nordisches Plancton, XIX, Diatomées.*

HEURCK, V. H. 1899. *Traité des Diatomées.*

KARSTEN, G. 1928, *Diatomeae. Engler-Prantl. Die Naturlichen Pflanzenfamilien.*

LEBOUR, M. V. 1930. *The Planktonic Diatoms of Northern Seas.*

PAULSEN, O. 1930. *Études sur le Microplancton de la Mer d'Alboran.* Trabajos Inst. Español Oceanografia. 4.

PAVILLARD, J. 1925. *Bacillariales.* Rep. Dan. Ocean. Exped, 1908-10, II, J. 4.

—— 1931. *Phytoplankton (Diatomèes Péridiniens) provenant des camp. Sc. du Prince Albert I^er de Monaco.* Res. Camp. Sc. Albert I^er. LXXXII.

PERAGALLO, H. et M. 1908. *Diatomées marines de France et des districts maritimes voisins.*

SCHMIDTH, A. 1873-1904. *Atlas der Diatomaceenkunde,*

SMITH, W. 1853, 1856. *A Synopsis of the British Diatomaceae.* I. II.

SPECIES NOVAE VEL CRITICAE FLORAE LUSITANICAE

por

WERNER ROTHMALER

CUANDO estuve la primera vez en Portugal en el año 1936 para estudiar su vegetación fué particularmente L. Wittnich CARRISSO quien me ayudó en mi labor invitándome a trabajar en el Instituto Botánico de Coimbra. Todo el tiempo que permanecí allí, él fué quien siempre me facilitó mis trabajos. Al publicar ahora algunos de los resultados de mis viajes en los años 1936 y 1938 quiero contribuir con mis modestas notas en esta publicación a un homenaje al que fué un eminente botánico y excelente compañero.

Tengo que agradecer también a los directores y personal de los Institutos Botánicos de Coimbra y Lisboa y así mismo al director y los colegas de la Estação Agronómica Nacional de Lisboa por todas las facilidades y ayuda que me prestaron.

Asplenium Virgilii Bory — *Asplenium Adiantum-nigrum* L. ssp. *Onopteris* Heufl.

Frecuente en casi todo el pais excepto las altas montañas.

Asplenium Adiantum-nigrum L. s. str. — *Asplenium Adiantum-nigrum* L. ssp. *nigrum* Heufl.

En las montañas mas altas; la encontré en la Serra do Gerez, cerca de Ponte da Maceira.

Estas dos especies se distinguen fácilmente por tener, aquella el peciolo mucho mas largo que el limbo, y los segmentos inferiores curvados hacia arriba e igualando la mitad del resto del limbo, y ésta el peciolo mas corto o

igual de largo que e limbo, y los segmentos inferiores horizontales y cada uno del mismo tamaño que el resto del limbo.

Polypodium serratum (Willd.) Christ

Frecuente en casi todo el país, excepto las altas montañas.

Polypodium vulgare L.

En las montañas altas, como en la Serra do Gerez y en la Serra da Estrela, bastante frecuente encima de los 1000 metros de altura.

P. vulgare es caracterizada por sus limbos lanceolados de un verde obscuro con los segmentos cortos y generalmente obtusos, *P. serratum* se aparta por sus hojas largas, ovado-lanceoladas de un verde amarillento con los segmentos bastante alongados y muy agudos.

Elodea canadensis Rich.

Esta especie falta en la Flora Portuguesa de P. COUTINHO a pesar de no ser rara; la encontré bastante frecuente, sobre todo en los alrededores de Alfarelos.

Triglochin striata R. et P.

abunda en los prados húmedos y salados del litoral desde Lanhelas (Miño) hasta Aveiro, formando asociaciones con *Paspalum vaginatum* de tal forma que las dos parecen plantas indígenas del pais.

Festuca elegans Boiss.

es abundante en todas partes de la Serra da Estrela (por ejemplo: Cántaros, Poço do Inferno, Manteigas, Penhas Douradas, Gouveia, S. Romão, Lagôas etc.). La encontré tambien en el alto de la Serra de Gardunha.

Nardurus patens (Brot.) Hack.

Algarve, Serra de Monchique, frecuente en el lugar llamado Barranco dos Pisões.

Especie nueva para el Algarve.

Silene cintrana Rothmaler spec. nov. — *Silene gibraltarica* Winkl. ex Wk. et Lge., Prodr. III (189) 667 nec Boiss.

Suffruticosa e sect. BOTRYOSILENE caudice crasso lignoso ramoso; folia rosulatim congesta crassa utrinque pubescentia, orbiculato-spathulata, obovata vel lanceolata, ad 8 cm longa, ad 3 cm lata in petiolum longe ciliatum attenuata apice mucronulata, superiora lanceolata, summa bracteiformia margine longe ciliata; caules erecti vel adscendentes, 10-40 cm alti crassi fistulosi, basi violascentes pubescentes, superne glabri viscidi; panicula dense corymbosa floribunda, bracteis bracteolisque late lanceolatis margine ciliatis; flores erecti pedicellis brevibus ad 5 mm longis pubescentibus suffulti; calyx umbilicatus, floriferus 14-15 mm longus, 4-5 mm latus, clavatus, fructiferus 7-10 mm latus, sat ampliatus, sub capsula constrictus, breviter pubescens striis viridibus vel fuscescentibus apice anastomosantibus munitus, dentibus triangularibus vel ovato-triangularibus, acutiusculis, ad 3 mm longis et latis late albo-marginatis circumcirca breviter ciliatis, petalis purpureis vel violascentibus obscurius venosis, 16-17 mm longis unguibus vix exsertis limbo ad 8 mm longo, fere ad basin usque bifido lobis obovato-spathulatis, corona brevissima bifida; carpophorum 7 mm longum pubescens, capsula 12-13 mm longa, 8-9 mm lata ovalis exserta, dentibus erectis, seminibus cinereis vel nigricantibus, ca. 1 mm diametro, reniformibus faciebus concavis, dorso canaliculatis obtuse tuberculatis.

Hab.: Lusitania, in montibus Cintra: in rupibus graniticis prope S. Pedro (ROTHM. 1867), Penasco dos Corvos (WELWITSCH, Herb. Inst. Bot. Lisboa), Castello dos Mouros (JOAQ. DOS SANTOS, Herb. Inst. Bot. Lisboa) Peninha (SOBRINHO, Herb Inst. Bot. Lisboa). Cabo da Roca (ROTHM. 13141, Typus, 13 maji 1938 leg.).

Esta especie, mucho mas bonita que la *S. longecilia* (Brot.) Otth., de la cual es muy afín, la tomaron WILLKOMM y WINKLER respectivamente por *S. gibraltarica* Boiss. En el porte se parece bastante mas a ésta que a *S. longecilia*, pero difiere mucho por su taxonomía. De *S. longecilia* se dis-

tingue por sus pedicelos mas cortos, por su inflorescencia corymbiforme, por sus flores, frutos y semillas mayores etc. Otra diferencia muy notable es su hábitat: *S. longecilia* se encuentra en casi todas las partes calcáreas del pais, *S. cintrana* sin embargo habita tan sólo las partes graníticas de esta isla que forma la Serra de Cintra con sus granitos terciarios dentro de los terrenos calcáreos de Estremadura portuguesa. Es más un endemismo de esta sierra que desgraciadamente va perdiendo todos sus encantos con la plantación de pinos no indígenos de ésta.

Brassica Pseudo-Erucastrum Brot.

Algarve, Serra de Monchique. Esta especie nueva para la flora del Algarve, se encuentra bastante abundante en el valle llamado Barranco dos Pisões.

Anthyllis maura Beck

En Portugal no existe ni *A. Vulneraria* L. ni *A. Webbiana* Boiss. En las partes calcáreas del centro y sul desde Coimbra hasta Monchique se encuentra esta especie caracterizada por sus hojas basilares muy grandes, por sus flores purpureas y por su cáliz oblicuo y grande. Además de esta existe una especie muy afín en el Cabo de Roca que describo abajo. En el norte del pais existen otras especies del grupo *Vulneraria;* de estas trataré especialmente en otra parte.

Anthyllis pachyphylla Rothmaler nov. spec.

E sect. *Vulneraria* herbacea e rhizomate crasso perenne pluricaulis caulibus decumbentibus vel adscendentibus crassis ramosis basi patentim superne adpresse pilosis; folia imparipinnata crassa glaucescentia supra glabra subtus adpresse vel fere subsericantim pilosa, infima rosulata longe petiolata, plerumque simplicia, foliolo unico terminale magno ovato basi cordato obtuso, ad 9 cm longo, ad 6 cm lato, foliola lateralia nulla vel 2-3-para parva ovata, caulina 2-4-juga, summa 3-5-juga, foliolo terminale bis triplove maiore ovato, lateralia ovalia, omnia obtusa; capitula magna multiflora subsessilia geminata, ternata vel

solitaria, bracteis 2 palmato-digitatis floribus plerumque brevioribus lobis oblongis vel oblongo-ovatis obtusis suffulta; flores ad 18 mm longi, calyce 13-14 mm longo inflato pallido apice purpureo dense sub-adpressim piloso, oblique truncato, breviter 5-dentado, alis vexilloque roseo-purpurascentibus, carina obscure purpurea praediti.

A. pachyphylla es bastante afín de *A. Maura*, pero en ésta los tallos son erguidos y delgados, las hojas membranaceas, los foliolos un tanto agudos, los foliolos apicales lanceolados o lanceolado-ovados (hasta 9 cm de largo y 4 cm de ancho) con la base no cordiforme; las brácteas tienen divisiones lanceoladas y agudas.

Hab.: Lusitania, Serra de Cintra, in rupestribus graniticis promontorii Cabo da Roca dicti, ad 100 m alt. (ROTHM. 13140, Typus, 13 maji 1938 leg.).

El Cabo da Roca es famoso por una serie de plantas — variedades y especies — endémicas, sobre todo caracterizadas por sus hojas gruesas. Este punto mas occidental de Europa tiene un clima especialmente húmedo y por otra parte muy ventoso, su suelo granítico — como lo tiene toda la Serra de Cintra — le hace ser una isla como las Berlengas que son las partes graniticas mas cercanas.

Adenocarpus grandiflorus Boiss.

Observé en bastante cantidad en unas colinas detrás de la Quinta de Vasco da Gama cerca de Vidigueira en la parte de Beja. En la Serra do Mendro a la cual pertenecen estas colinas no debe ser planta rara.

Vicia bithynica L.

Se cita como planta rara en Portugal pero no debe ser así. En los alrededores de Coimbra como de Cintra ví bastante esta Vicia.

Viola juressi (Link ap. Becker) Rothm. nov. comb. — *V. palustris* ssp. *juressi* Lk. ap. Becker es realmente la planta designada *Viola palustris* o *Viola epipsila* por los autores portugueses. Link dice que la planta abunda

en los peñascos de la Serra do Gerez; realmente es así, pero claro está que sólo en los peñascos húmedos. *Viola juressi* difiere tanto de *V. palustris* como de *V. epipsila*. *V. juressi* Lk. es un nomen nudum, *V. Herminii* Wein publicado como ssp. de *V. palustris* (1906) se refiere a una forma especial y pequeña de la Serra da Estrela. La verdadera *V. juressi* difiere de las formas centroeuropeas por sus peciolos y pedunculos peludos aparte de otros detalles.

Lavatera arborea L. var. **berlengensis** P. Cout.

La encontré al pie del Cabo da Roca, parte granítica mas vecina de las islas Berlengas, donde sólo se conocía hasta ahora.

Convolvulus siculus L.

Esta especie considerada como rara hasta en la parte de Arrábida, es realmente abundante en las peñascos calcáreos de la Serra da Arrábida en la vertiente S. desde Setubal hasta Sezimbra.

Antirrhinum calycinum Lam.

Es una especie bien diferente del A. Orontium L. mismo en sus caracteres morfológicos como geográficos. *A. Orontium* L. *es* calcífugo y se encuentra en toda Europa. *A. calycinum* Lam. en cambio es calcífilo y solo existe en la parte austral de la pennísula ibérica a pesar de encontrarse bastantes terrenos calcáreos en otras partes. Esto demuestra que es de facto una especie vicariante del *A. Orontium* que se junta sólo pocas veces con aquella en la parte de Lisboa, donde están las tierras ácidas del basalto al lado del calcáreo. *A. calycinum* es uno de los mejores indicadores de tierras calcáreas en Portugal, como lo es el *A. Orontium* de terrenos silíceos.

Antirrhinum cirrhigerum Welw. ap. Ficalho (1877) — *A. majus* var. ramosissima Willk.

Esta especie es bien diferente de las demás del grupo por sus hojas estrechas etc. La particularidad de tener zarzillos no tiene importancia sistemática, ya que se encuentran

éstos en casi todas las especies, como *A. Linkianum*, *A. graniticum*, etc. *A. cirrhigerum* Welw. es una especie típica de las arenas del litoral, especialmente del Alemtejo, donde se encuentra casi siempre con Corema album.

Antirrhinum Linkianum Boiss. et Reut.

Distribuido por grandes partes del pais; el verdadero *A. majus* L. no lo ví nunca en Portugal y dudo de que exista aquí.

Antirrhinum meonanthum Hoffgg. et Lk.

Caracterizada por sus flores pallidas amarillentas pequeñas y estrechas, por sus tallos y hojas lampiñas, sus pedicelos cortos y sus sépalos lanceolados es una especie calcífila que se encuentra sobre todo en las calizas antiguas cerca de Coimbra (p. e. Penacova); formas parecidas y afines (*A. Huetii* Reut. etc.) se encuentran en Galicia y Asturias sobre las calizas cámbricas.

Antirrhinum ambiguum Lge.

Pertenece al grupo de la especie anterior, se distingue de ella por su corola mas ancha y por sus hojas y tallos pubescentes. De Portugal se conoce esta especie únicamente de la Serra da Estrela (p. e. Poço do Inferno), donde crece como en España sobre pizarra.

Antirrhinum graniticum Rothmaler nov. spec. — *A. meonanthum* Samp. nec al.— *A. hispanicum* P. Cout. nec al.

Planta perennis caulibus erectis vel adscendentibus ramosissimis intricatis tortuosis glanduloso-viscidis; folia lanceolata acutiuscula mollia utrinque et margine ± densim glanduloso-viscida; inflorescentia laxa, densissime glandulosa, bracteis late ovato-lanceolatis pedicellis dimidio aequantibus; flores 27 mm longi, 7,5 mm lati labio superiore producto gibba basilari fere nulla, albi vel pallide rosacei, palato luteo vel aurantiaco praediti, sepalis ellipticis obtusiusculis, 7 mm longis, 2,5 mm latis instructi, pedicellis

4-6 mm longis; capsula matura oblique ovata, 11 mm longa, 9 mm lata, pedicellis 12-15 mm longis suffulta.

Hab.: Lusitania, in rupestribus graniticis Beirae altae et meridionali. Castello Branco, prope Soalheira (ROTHM., 13643, Typus, 15 junii 1938 leg.). Serra de Gardunha, praecipue prope Alpedrinha copiosissime. Ad margine fluvii Durii, praecipue prope Regua, et supra flumen usque ad Lamego (ROTHM. 14044, 2 aug. 1928 leg.).

Ya por el porte, esta especie es muy diferente de las anteriores, la corola es mucho mayor, mas blanca o, a veces, ligeramente rosada, tallos y hojas son densamente cubiertas por un indumento glanduloso muy viscoso, los pedicelos son largos y los sepalos anchos, elipticos y obtusos. La encontré solamente en las terrenos antiguos graníticos del interior del pais. Es esta especie que SAMPAIO considera como el verdadero *A. meonanthum*, pero la lámina y la descripción de HOFFMANNSEGG y LINK no permiten la menor duda que ellos llamaban así la especie arriba indicada. El *A. hispanicum* es una especie diferente.

Omphalodes Kuzinskyanae Willk.

La observé en gran abundancia en el lugar llamado Praia da Adraga cerca de Collares y no lejos del Cabo da Roca. La planta cubre allí todas las peñas calcáreas de la misma costa en las inmediaciones del mar, también aquí tiene las flores casi blancas o solo levemente azuladas hacia el apice. Esta especie debe encontrar-se distribuida por toda la costa calcárea desde Estoril hasta Praia das Maçãs, siendo hallada hasta ahora solo en tres lugares por la poca accesibilidad de esta costa brava.

Echium pomponium Boiss.

Esta planta hasta ahora poco observada en Portugal, se halla en las pequeñas manchas calcáreas de los alrededores de Beja, donde se encuentran plantas como *Salvia argentea, Linaria Ricardoi, Antirrhinum calycinum* etc., p. e. en un lugar llamado Quinta do Soeiro.

Valeriana montana L.

Encontré con cierta abundancia en los peñascos de la parte superior del Valle da Maceira en la Serra do Gerez.

Matricaria anthemoides (Dav.) Mariz

Esta especie rara se encuentra en la parte de Lisboa no sólo en la cumbre basáltica del Monte Abraão de Bellas, sino también en las colinas basálticas de los alrededores de Algés. Parece planta calcífuga y debe de hallarse también en otras partes basálticas de la región de Lisboa.

Centaurea Carrissoi Rothmaler nov. spec.

Planta e sect. *Centaurium* Cass. ex aff. *C. vicentina* Welw. ap. Mariz, herbacea perenne caule longo decumbente striato simplici monocephalo, rarius ramoso 2-3-cephalo, apice nudo, pilis longis disperse lanato-pilosa; folia longe petiolata lanceolata acuta, supra glabrescentia, margine et subtus precipue secus nervos disperse longeque lanato-pilosa, basilaria longius petiolata integerrima, caulina versus apicem decrescentia brevius petiolata integra, haud raro basi utrinque dentibus 1-3 brevissimis acutis obsita; anthodium 3 cm longum, 2 cm latum globoso-oblongum squamis pallide viridibus fuscostriatis, inferioribus anguste scarioso-marginatis, intimis latissime scarioso-marginatis et appendice scarioso longo instructis, corollis magnis purpureis praeditum, achaenia 5-6 mm longa, 2 mm lata obconica, basi obliqua circumcirca incrassata, costis 6-8 longitudinalibus albicantibus paulo notatis apicem versus obsoletis instructa, intervallibus vix rugosis, pappo setis valde inaequalibus ad 3 mm longis barbata.

Hab.: Lusitania, in substepposis ad margines viarum inter S. Tiago de Cacém et Cercal, ad bifurcationem viarum Sines-Cercal et S. Tiago-Cercal frequenter occurrit cum Thymo villoso (ROTHM. 13376, Typus, 25 maji 1938 leg.).

Esta especie ya fué observada por WELWITSCH que la tomó como una forma juvenil de *C. vicentina*, ya que sólo poseía un ejemplar incompleto. *C. vicentina* difiere de ella por sus hojas 1-(-2-) pinpatipartidas, por sus aquenios mas anchos (hasta 3 mm) rugoso-denticulados provistos de 4

costillas blanquecinas y denticuladas. *C. vicentina* extiende su area desde el Cabo de S. Vicente hasta Odemira, desde Odemira para el Norte (hasta S. Thiago de Cacém) se encuentra esta nueva especie.

Inula prostrata Rothmaler nov. spec.

Planta suffruticosa glabrescens ex aff. *I. viscosae* et *I. revolutae*, caulibus lignosis decumbentibus prostratis flexuosis irregulariter ramosis, ramis lignosis pilis pluricellularibus et glandulis stipitatis sparse obsitis; folia oblonga vel oblongo-lanceolata integra margine revoluta obtusa vel obtusiuscula utrinque glandulis sessilibus viscosissima; panicula sat ramosa expansa pedunculis ad 2 cm longis praedita; anthodia ± 1 cm lata squamis inaequalibus erectis regulariter imbricatis covexis cucullatis, infimis obtusis rotundato-ovatis interioribus obovato-lanceolatis vel lanceolatis obtusis vel obtusiusculis obsita; reliquo ut in affinibus.

Hab.: Lusitania. in locis sterilibus ad oram maris in promontorio Cabo de Sines dicto, solo arenaceo-argilloso, ad 50 m alt (ROTHM. 14196, Typus, 8 sept. 1938 leg.).

Inula viscosa L. abundante en casi toda la región mediterranea y también en el norte de Portugal, tiene su limite austro-occidental un tanto al sur del Tejo y es representada allí por una especie afín, *I. revoluta* Hoffgg. et Lk. De estas dos especies se distingue la nueva — de todas maneras mas afín a la *I. revoluta* que a la *I. viscosa* — por su porte especial siempre achaparrado, por sus hojas y sus escamas de las cabezuelas obtusas y por su indumento menos denso. En el Cabo de Sines no ví ninguna de las especies afines, ésta seguramente representa un endemismo local de este cabo.

Lisboa, Estação Agronómica Nacional, Octubre 1938.

ELEMENTOS PARA A HISTÓRIA DA EXPLORAÇÃO BOTÂNICA DE ANGOLA

ITINERÁRIO E RELAÇÃO DOS VIAJANTES E EXPLORADORES QUE FIZERAM COLECÇÕES BOTÂNICAS EM ANGOLA

por

JOHN GOSSWEILER

A exploração da flora angolana começou, no princípio do século passado, com a colheita de plantas em Luanda. O nome do primeiro colector é desconhecido, mas os especímenes encontram-se em Paris e um dêles serviu de base para a descrição de *Maerua angolensis*, a «Muriangombe» dos barrancos de Luanda, publicada em 1824.

A segunda colecção, depositada no Herbário do Jardim Botânico de Kew, foi efectuada pelo Dr. CURROR, médico do navio de guerra «Water-Witch» e que em 1840 desembarcou no Cabo de Santa Marta (Baía dos Elefantes).

Desde então até à presente data têm sido numerosas as explorações botânicas em Angola. A de WELWITSCH, feita durante os anos de 1853 a 1860, é, entre tôdas, a mais importante debaixo de todos os pontos de vista. Efectivamente, o material colhido durante êsses anos foi considerável e tem sido objecto de muitas publicações entre as quais figura o livro do Conde de FICALHO, «Plantas Úteis da África Portuguesa», publicado em Lisboa, em 1884, e que se baseia nas colecções depositadas no Herbário da Universidade de Lisboa. Entre os colectores figuram também duas senhoras que, no século passado, acompanharam os seus maridos em viagem pelos sertões. A Senhora J. J. MONTEIRO, de nacionalidade inglesa, era uma pessoa das relações do director do Jardim Botânico de Kew e foi sem dúvida êste o motivo que a levou a fazer colecções, em 1871, durante a sua permanência na região do Bembe, uma das terras ainda hoje das mais desoladas do Congo Portu-

guês. A Senhora D. MARIA GARCIA CHAVES é a única portuguesa de que há notícia de se ter dedicado à colheita de plantas em Angola; é-nos porém desconhecida a entidade com quem se correspondeu em Portugal. Os especímenes, depositados em Coimbra, estão datados de 1886 e 1889 e as localidades mencionadas nos respectivos rótulos, escritos por essa Senhora, são situadas na zona do litoral, entre o estuário do Zaire e a fronteira do Território de Cabinda, isto é, numa região que hoje faz parte do Congo Belga.

As regiões relativamente melhor exploradas são as das florestas do Cafeeiro, sobretudo as do Cazengo e Golungo Alto, onde WELWITSCH fez, durante dois anos, a sua estação de trabalho. A floresta pluviosa do Cuango — entre Ienga e a foz do rio Zaza — é apenas conhecida superficialmente pela descrição das viagens de BÜTTNER, MECHOW e BACELAR BEBIANO, não existindo contudo em Portugal material botânico colhido nesta região. O mesmo conhecimento superficial se tem dos massiços de árvores de porte elevado da Lunda e da fronteira leste do Moxico.

Muitas das explorações científicas têm tido como objectivo o estudo da região desértica de Mossâmedes, da Serra da Chela e do planalto da Humpata. Estas regiões, de acôrdo com as condições orográficas, abrangem, numa distância de 150 quilómetros, importantes áreas de comunidades climax. Por êsse motivo, essas regiões têm sido visitadas por numerosos naturalistas de diversas nacionalidades e a sua vegetação despertou a curiosidade de alguns colonos e missionários que principiaram a coleccionar plantas. Desta maneira, chegou a reunir-se um material precioso dessas regiões, contendo dezenas de espécies inéditas. Apesar disso, a maior percentagem de plantas desconhecidas ainda hoje encontra-se na planície de Namib e no deserto de Mossâmedes. A sua colheita é bastante difícil, dada a luta que o homem é forçado a sustentar no deserto contra os elementos em qualquer época do ano.

O sector do Baixo Cunene, embora não seja completamente desconhecido, nunca despertou muito a atenção dos exploradores botânicos pelo facto de ser apenas uma

planície de depósito superficial de areia do Kalaari e ter uma vegetação bastante homogénea.

Os distritos de Cubango, Moxico, Lunda e a parte leste do Bié, que podem reunir-se numa só unidade corológica caracterizada pelos aluviões continentais de areia, estão muito longe de se encontrarem convenientemente estudados, apesar de terem sido atravessados por numerosos naturalistas que dali trouxeram avultadas colecções para a Europa.

O planalto de Benguela, especialmente o sub-sector montanhoso com altitudes superiores a 2000 metros, é-nos ainda desconhecido e o mesmo acontece no que diz respeito ao território de Andulo.

Sôbre a floresta do tipo *Hiemilignosa* e as savanas do planalto de Malange estão publicados alguns elementos, mas a maior parte está ainda por explorar e estudar.

No planalto do Congo — Maquela do Zombo — são freqüentes os facies com aspectos fisionómicos muito parecidos com os de Vila da Ponte, embora sejam constituídos por outras espécies. Dêste sector corológico existem apenas as colecções efectuadas pelo Dr. BÜTTNER, em 1884, e pela Senhora J. J. MONTEIRO, em 1872.

No distrito do Zaire conhecem-se, graças também à colecção da Senhora J. J. MONTEIRO, alguns componentes das savanas situadas entre Ambrizete e Bembe. A floresta de aluvião dêsse distrito foi em parte explorada, por conta da Companhia do Fomento Geral de Angola, por GOSSWEILER, durante o ano de 1924. Para êsse efeito, GOSSWEILER herborizou em diversos pontos, situados entre Santo António do Zaire e Emílio de Carvalho.

A flora do Território de Cabinda é apenas conhecida pelas colecções de D. MARIA V. GARCIA CHAVES, efectuadas na zona marítima ao sul da fronteira, e pelas de H. SOYAUX, feitas no litoral de Chinxocho, localidade situada um pouco ao sul de Massabi. Alguns facies da floresta do Maiombe foram explorados por GOSSWEILER durante as viagens feitas a expensas do Fomento Geral de Angola. A flora desta região é do tipo *Pluviisilva* e é a mais luxuriante de tôdas as vegetações das possessões portuguesas do continente

africano; a sua exploração não é recomendada para naturalistas medrosos ou aprendizes!

O conhecimento actual da vegetação angolana permite-nos fazer já uma ideia geral da distribuïção das diversas classes das suas formações, mas muito mais material será necessário reunir, sobretudo dos sectores ainda não explorados, para se poder fazer o estudo da flora.

Para melhor se avaliar da origem dos conhecimentos que actualmente possuímos, da maneira como êsses conhecimentos se encontram documentados e da forma como foi arquivado o material de referência permanente, apresentamos em seguida uma breve notícia de cada um dos principais colectores, cujo nome ficou vinculado à obra da exploração botânica daquela província.

ABREU (GUILHERME DE):

Regente agrícola ao serviço da Repartição Técnica dos Serviços de Agricultura, Comércio, Colonização e Florestal de Angola e Chefe da Repartição das Dunas em Mossâmedes. Dêste colector, foi recebida em Coimbra a primeira remessa de plantas em Junho de 1938. Esta colecção contém material de um género novo e de algumas espécies inéditas, encontradas na região desértica de Mossâmedes.

ALMEIDA (JOSÉ DE):

Professor do Instituto Superior de Agronomia, primeiro director do Jardim Colonial de Lisboa e sócio correspondente da Academia das Ciências de Lisboa. Nas suas diversas viagens por Angola (1902-1919), em serviço oficial e particular, fez colecções botânicas de algumas centenas de especímenes que se encontram actualmente no Herbário do Jardim Colonial de Lisboa.

AMADO (PAULO DE MELO RAMALHO):

Assinava-se, a maior parte das vezes, abreviadamente, Paulo Amado. Era oficial da guarnição militar de Angola, natural de Coimbra e genro de Adolpho Frederico Moller, Jardineiro Chefe do Jardim Botânico de Coimbra. Em 1890, fez uma viagem ao Cuanhama, região ainda não submetida nessa data, e em 1891 fez parte da coluna que investiu contra os Cuamatos. Em 1894, era tenente do Batalhão de Caçadores 4 da Guarnição Irregular da Humpata. Em Abril dêsse mesmo ano, andando em exercícios, caiu com o cavalo em que montava, do que lhe resultou deslocação do braço direito pelo cotovelo, ficando assim inutilizado para o serviço activo e tendo de se reformar no posto de tenente (1).

Como oficial reformado, desempenhou diversos lugares na Administração Civil de Angola até 1923. A colecção botânica que organizou consiste em pouco mais de 100 exemplares, colhidos no planalto da Huíla, sobretudo na Humpata. A referida colecção, que se encontra depositada no Herbário de Coimbra, tem a data de 1895.

ANCHIETA (JOSÉ DE):

Nasceu em Setúbal em 1832. Em 1866 encontrava-se em Angola fazendo explorações zoológicas por conta do Govêrno Português. Durante os anos que residiu em Caconda — 1885-1896 — colheu algumas centenas de plantas que se encontram distribuídas pelos Herbários de Coimbra, Lisboa, Kew e Museu Britânico de História Natural de Londres. Morreu em Caconda em 14 de Setembro de 1897. O seu nome, vinculado a muitas descobertas zoológicas, também aparece na classificação de algumas plantas endémicas de Caconda, como por exemplo em *Dolichos Anchietae*.

(1) Informação fornecida ao Ex.^{mo} Sr. Dr. Luís CARRISSO, em 1932, pelo General EDUARDO MARQUES.

A biografia de JOSÉ DE ANCHIETA, da autoria de J. B. BARBOSA DO BOCAGE, encontra-se publicada no *Jornal de Sciências Mathemáticas, Physicas e Naturais*, 2.ª Série, N.º XVIII, Lisboa, 1897.

ANTUNES (PADRE JOSÉ MARIA):

Padre das Missões Portuguesas do Espírito Santo da Huíla. Nasceu em Santarém em 22 de Maio de 1856. Foi para a Huíla em 1881. Voltou para Lisboa em 1904 para se ocupar das obras de formação missionária em Portugal e da Procuradoria das Missões. Faleceu em Paris em 10 de Dezembro de 1928.

Fez importantes colecções no distrito da Huíla, durante os anos de 1889-1903, especialmente na Serra da Chela, Gambos, Vale do Cacolovar e Humpata. Destas colecções, existem aproximadamente 100 especímenes, acompanhados de várias indicações e dos nomes indígenas, no Herbário de Coimbra. A restante parte das colecções está depositada em Montpellier e Berlim, onde foi estudada por diversos botânicos. Êste material forneceu diversos tipos clássicos aos quais foi dado o nome específico em homenagem a êste explorador. Entre muitos poderemos mencionar: *Pterocarpus Antunesii, Acacia Antunesii* e *Albizzia Antunesiana.*

BAUM (H.):

Botânico de nacionalidade alemã. Em 1899-1900, fez parte da expedição organizada pela Companhia de Mossâmedes e chefiada por PIETER van der KELLEN e que se destinava a explorar o leste do distrito da Huíla. A expedição saíu de Mossâmedes no mês de Agosto de 1899 e seguiu para Pôrto Alexandre, subiu até Ediva, no vale do Cacolovar, depois para Humbe, vale do rio Chitanda até Cas-

singa, vale do rio Cubango até à Terra dos Cuangares. Desta região, seguiu depois para o Norte até ao vale do rio Longo e Cuiriri, onde os exploradores acamparam durante algumas semanas.

Acompanhado por alguns membros da expedição, BAUM atingiu as margens do rio Cuando, atravessando o Cuito, Conjumbo e Cueio. No regresso, a expedição seguiu para oeste, passando por Vila Serpa Pinto, Vila da Ponte, vale do Chitando (Colui), Cacolovar, Chibia, Capangombe e Mossâmedes.

BAUM foi o primeiro explorador que fez colheitas botânicas na bacia hidrográfica do Cunene e do Cubango. A sua colecção, depositada no Museu de Berlim, contém para cima de 1000 números entre os quais dezenas de tipos clássicos incluindo os géneros novos *Baumia* e *Calanda*, descritos no livro *Kunene Sambesi Expedition*, Berlim, 1903, publicado a expensas do «Kolonial Wirtschaftliches Komitee». Na descrição da viagem de BAUM, publicada no mesmo volume, aparece pela primeira vez um relatório concreto sôbre a exploração da borracha nas «chanas» do sul de Angola.

BEATRIZ (MANUEL GUERREIRO):

Técnico algodeiro que desde 1913 até 1919 esteve ao Serviço da Direcção de Agricultura e Comércio de Angola. A sua colecção botânica consiste em algumas centenas de plantas, colhidas em Cacoba, Cuanza Sul, Terra de Quissama, Catete, Icola e Bengo, durante os anos de 1929-1930, e encontra-se depositada no Herbário de Coimbra.

BERTHELOT (MISSIONÁRIO?):

Nos trabalhos de taxonomia aparecem citadas plantas colhidas em 1908, no Território de Cabinda, por um explorador com êste nome. Todo o material se encontra, segundo parece, nos Herbários de França.

BONNEFOUX (M.) & VILLAIN (F.):

Padres das Missões Portuguesas do Espírito Santo da Huíla. Colheram algumas centenas de plantas, no distrito da Huíla, que se encontram no Museu Nacional de História Natural de Paris.

O Padre MARIUS BONNEFOUX nasceu em 8 de Setembro de 1861, em Viveroles, Auvergne, França. Foi para a Huíla em Novembro de 1885 e faleceu na Missão desta localidade em 20 de Julho de 1937.

O Padre FELIX VILLAIN nasceu em Contances, Normandia, França, em 1879. Foi para a Huíla em 1904, onde faleceu em 18 de Junho de 1937.

BOSS (DR. G.):

Professor de botânica no Liceu de Swakopmund, Damaralândia, Sudoeste Africano. Nas suas diversas viagens de estudo por Angola, durante os anos de 1932 a 1937, fez colecções de plantas nos distritos de Mossâmedes, Huíla, Benguela, Cuanza Sul e Cuanza Norte. Estas colecções estão depositadas nos Institutos Botânicos de Swakopmund, Pretória e Berlim.

BRÜHL (PROF. DR.):

Na qualidade de Director dos Museus de Pescarias e Indústrias Marítimas da Prússia, foi em 1922 a Angola, a expensas da Companhia do Fomento Geral daquela colónia, estudar a possibilidade do aproveitamento das riquezas marítimas de Mossâmedes. Durante a sua permanência nos portos do Sul de Angola, fez uma pequena colecção de plantas nos desertos do litoral, colecção esta que se encontra depositada no Museu Botânico de Berlim.

BUCHNER (DR. MAX):

Explorador de nacionalidade alemã. Seguindo, em 1878, o itinerário de POGGE até às terras de Muato Ianvo, fez

notáveis explorações na Lunda e, em seguida, no vale do Cuango. No seu regresso para Malange, em 1880, atravessou o Cuango nas proximidades de Cassange.

As suas plantas encontram-se depositadas no Museu Botânico de Berlim e entre elas existem diversos tipos clássicos de espécies endémicas em Angola, como: *Buchnerodendron speciosum, Anthocleista Buchneri, Aeolanthus Buchnerianus* e outras.

A descrição da viagem, com cartas e itinerários, foi publicada pela «Mitteil. Afrik. Ges. Berlin», com o título *Die Buchnerische Expedition* (1878-1883).

BÜTTNER (DR. RICHARD):

Geógrafo e botânico alemão. Viajou em Angola e no Congo durante os anos de 1884 a 1886. Depois de estudar o litoral do Gabão, seguiu de Luango para S. Salvador, Quibocôlo, Maquela do Zombo, Sacandica, vale do Cuango até Cassongo (Lunda) então chamada Muene Putu Cassongo, situada a uns 15 quilómetros da actual séde da Administração Civil do Cuango. No regresso, seguiu pelo Norte, descendo o rio Cuango até às margens do Zaire e finalmente até ao litoral, via Kinchassa.

A sua colecção, constituída por 500 números, encontra-se no Museu Botânico de Berlim. Metade da colecção foi colhida no território português e contém espécies típicas.

Existem diversas publicações relativas à viagem do Dr. BÜTTNER; a parte que trata da região do Congo Português encontra-se na Parte III, do volume 5.° da obra editada pela «Mitteilungen der Afrikanischen Gesellschaft, Berlim».

CAPELO & IVENS:

Existem algumas centenas de especímenes colhidos por êstes exploradores portugueses no litoral de Mossâmedes e noutras localidades incertas, durante os anos de 1881-1884. Êstes especímenes não têm sido citados nas publi-

cações da especialidade, porque só no princípio dêste ano foi notada a sua existência no Herbário do Jardim Botânico da Universidade de Lisboa.

CARDOSO (JOAQUIM ANTÓNIO):

Colono que viveu 42 anos em Angola. Durante os anos de 1929 e 1930, época em que fez parte da Direcção da Estação de Policultura Planáltica do Bié, fez colecções de algumas centenas de plantas que se encontram hoje no Jardim Colonial de Lisboa e nos Herbários das Universidades de Lisboa e Coimbra. Êste material está sendo aproveitado e a êle se fará referência nos sucessivos fascículos da obra em publicação *Conspectus Florae Angolensis.*

Os últimos anos da sua vida empregou-os a estudar o aproveitamento da fibra da *Sansevieria cylindrica,* cuja exploração lhe foi concedida na área de Dande e à qual associou, ultimamente, a Companhia do Açúcar de Angola. JOAQUIM ANTÓNIO CARDOSO faleceu, em 21 de Junho de 1938, no Hospital da Fazenda Tentativa do Dande, Luanda.

CARRISSO (L. W.) & MENDONÇA (F. A.):

Director e naturalista do Instituto Botânico da Universidade de Coimbra. Durante a sua Missão à Colónia de Angola, em 1927, colheram 657 especímenes botânicos, nos distritos de Luanda, Cuanza Norte, Malange, Lunda (incluindo Dundo e Nordeste), Moxico, planalto de Benguela, Huíla e Mossâmedes.

Uma descrição desta viagem está publicada no volume VI (2.ª série) do *Boletim da Sociedade Broteriana* de 1932. Do material colhido, que se encontra no Herbário do Instituto Botânico de Coimbra, muitos números foram já citados no primeiro fascículo do *Conspectus Florae Angolensis.*

CARRISSO (L. W.) & SOUSA (F.):

Director e auxiliar de naturalista do Instituto Botânico da Universidade de Coimbra. Colheram 354 números du-

rante a Missão Botânica a Angola, organizada pelo Professor L. W. CARRISSO em 1937. Esta colecção contém plantas raras da região desértica de Mossâmedes, assim como do planalto de Benguela.

CASTRO (MÁRIO DE):

Natural do Pôrto. Auxiliar nos serviços de campo da Missão Geológica em Angola durante os anos de 1929 a 1933. Colheu algumas centenas de plantas no planalto de Benguela, assim como nas proximidades de Chapeu Armado e outras localidades do distrito de Mossâmedes. O material está depositado no Herbário de Coimbra e os números já estudados estão citados no primeiro fascículo do *Conspectus Florae Angolensis*.

CHAVES (MARIA V. GARCIA):

Segundo consta do arquivo da Administração Civil de Boma (Congo), esta Senhora e seu marido, funcionário superior de uma casa comercial holandesa em Banana e Boma, eram naturais do Pôrto. O material botânico colhido pela Senhora CHAVES no estuário do Zaire, Vista e Praia do Oceano, entre a fronteira do Território de Cabinda e Banana, durante os anos de 1886-1889, consiste em algumas centenas de plantas que se encontram depositadas no Herbário de Coimbra. Só nas publicações posteriores a 1906 se encontram citações das plantas colhidas por esta Senhora, porque até àquela data êsse material não foi submetido a estudo. No prefácio do volume IV, Sect. 2, da *Flora da África Tropical*, os botânicos dos Jardins Reais de Kew referem certos especímenes, originários do Congo, a um Major F. CHAVES; presumo que se trata de um êrro e que o colector seja a Senhora citada, cujo marido faleceu no Pôrto.

CURROR (DR. R. N.):

Médico do navio de guerra inglês «Water-Witch». Desembarcou em 1840 no Cabo de Santa Marta, Baía dos

Elefantes (aproximadamente no paralelo 14°), para coleccionar plantas e insectos. As plantas herborizadas encontram-se no Herbário dos Jardins Reais de Kew, Surrey. Não temos menção da existência de colectores botânicos em Angola anteriores a êste.

CURTISS (ANITA G.):

No Gray Herbário da Universidade de Harvard, Estados Unidos da América do Norte, existem algumas centenas de plantas, colhidas por esta Senhora, que era provàvelmente relacionada com as missões americanas. As colheitas foram realizadas, nos anos de 1920-1923, na África Oriental e no planalto de Benguela. Alguns números estão estudados e publicados nas revistas da especialidade.

DEKINDT (P.e EUGÈNE):

Padre das Missões Portuguesas do Espírito Santo da Huíla. Nasceu em Caeskerke, Bélgica,em 21 de Julho de 1865. Foi para a Missão da Huíla em Julho de 1893. Voltou para a Europa, gravemente doente, em Março de 1904. Faleceu em Lisboa a 18 de Dezembro de 1905.

Fez uma avultada colecção, excedendo 1000 números, durante os anos de 1899-1902. As plantas foram colhidas nas margens dos rios Mounyno (Moninho), Cacolovar, Nene e Luala e nos morros de Queputu e Tyiwingiro. A colecção, depositada nos Museus Botânicos de Berlim, Montpellier e Coimbra, contém numerosas espécies raras, como por exemplo: *Pterocarpus Dekindtii, Dalbergia Dekindtiana, Rhynchosia Dekindtii* e o género *Dekindtia* Gilg, arbusto endémico na área da Humpata.

DAWE (M. T.):

Técnico especializado em agricultura tropical, de nacionalidade inglesa. Durante a sua viagem de estudo por

Angola (1920-1922) fez colecções de algumas centenas de plantas no Maiombe Português, Congo, Cuanza Norte, planalto de Malange e Libolo. Estas plantas encontram-se depositadas no Herbário dos Jardins Reais de Kew.

EXELL (A. W.) & MENDONÇA (F. A.):

O material do Iter Angolanum 1937, que consiste em 3211 especímenes depositados no Instituto Botânico de Coimbra, foi colhido durante a viagem feita pela Missão Botânica do Dr. L. W. CARRISSO. Um relatório sôbre esta viagem, da autoria do Dr. A. W. EXELL, encontra-se publicado em *The Journal of Botany*, Maio, 1938. A colecção consta de plantas colhidas em todos os distritos de Angola, menos no Congo e os seus números vão naturalmente aparecer citados em quási tôdas as páginas da obra em publicação *Conspectus Florae Angolensis.*

FENAROLI (PROF. DOTT. LUIGI):

Naturalista da Missão Italiana que, em 1928, foi a Angola estudar a possibilidade da colonização do planalto de Benguela. A sua colecção, que consiste em algumas centenas de números colhidos no Bailundo e na área de Nova Lisboa, assim como no litoral de Luanda e Benguela, deve estar hoje depositada no Herbário de Florença.

FRITZSHE (BERTHA):

Durante a sua permanência no planalto da Humpata, esta Senhora coleccionou, nos anos de 1902-1903, algumas centenas de plantas no distrito da Huíla.

Esta colecção, depositada no Museu de Berlim, está em grande parte estudada pelos botânicos berlinenses e é citada em diversas publicações.

GOMES E SOUSA (ANTÓNIO DE FIGUEIREDO):

Engenheiro agrónomo, antigo chefe da Missão Botânica da Guiné e chefe da Repartição de Florestas em Angola. Herborizou, durante o ano de 1930, nos distritos de Mossâmedes e Huíla, assim como no planalto de Benguela. A colecção consiste em algumas centenas de números depositados no Herbário do Jardim Colonial de Lisboa e no do Instituto Botânico de Coimbra, assim como nos Museus Botânicos de Berlim.

GOSSWEILER (J.):

Técnico especializado, contratado pelo Govêrno Geral de Angola, de nacionalidade suíssa. No desempenho das missões e trabalhos de que era encarregado pela Direcção dos Serviços de Agricultura, fez importantes colheitas em todos os distritos da colónia, mas sobretudo no Maiombe Português. Em 1937, fez parte, como adido, da Missão Botânica do Dr. L. W. CARRISSO. As suas colecções encontram-se no Jardim Colonial de Lisboa, assim como nos Herbários das Universidades de Lisboa e Coimbra. A colecção princeps encontra-se no Museu Britânico de Londres e alguns duplicados foram distribuídos, gratuitamente, pelos Herbários de Kew, Berlim e Washington.

GÜSSFELDT (PAUL):

Fez parte da expedição Pechuel Laesch, realizada nos anos de 1874-1882, e coleccionou algumas poucas plantas no Território de Cabinda, principalmente nas áreas de Mossabi e Luango. A colecção encontra-se no Herbário do Museu Botânico de Berlim.

GREGORY (J. W.):

Viajante de nacionalidade inglesa e chefe da Missão judaica incumbida de estudar as possibilidades agrícolas e

de colonização de Angola. Colheu, em 1912, umas centenas de plantas, no planalto de Benguela, que se encontram no Herbário do Museu Britânico em Londres.

HOEPFNER (DR.):

Explorador de nacionalidade alemã. Fez, no fim do século passado, a viagem de Mossâmedes à Damaralândia, colhendo plantas no vale do Coroca e outros locais do sul de Angola. A colecção foi enviada para Berlim. Alguns exemplares encontram-se também depositados no Herbário Hausknecht em Weimar, Alemanha.

HUNDT (OTTO):

Agricultor e colono alemão, estabelecido no planalto de Benguela. Coleccionou plantas em Xongorola, Ganda e Caconda durante os anos de 1930-1934. As colecções encontram-se no Museu Botânico de Berlim.

JOHNSTON (HARRY, H.):

Explorador inglês. Em 1883, durante a sua viagem pelo sul de Angola, herborizou algumas plantas nos distritos de Mossâmedes e Huíla. Esta colecção está depositada no Herbário de Kew.

JESSEN (PROF. D. O.):

Professor de Geografia da Universidade de Rostock e autor do livro *Reisen und Forschungen in Angola*. Durante as suas viagens por Angola, em 1931-1932, fez colecções botânicas de algumas centenas de plantas que se encontram hoje no Herbário do Museu Botânico de Berlim.

LYNES (H.):

Contra-almirante inglês. Fez colecções de algumas centenas de plantas no planalto de Benguela (1919?). Estas plantas encontram-se no Herbário do Museu Britânico de Londres.

MARQUES (SISENANDO AGOSTINHO):

Sub-chefe da expedição ao Muato-Ianvo. Fez, em 1884-1888, uma colecção de algumas centenas de plantas no planalto de Malange e na Lunda. Êste material encontra-se hoje nos Herbários de Coimbra e Berlim. O nome dêste explorador, vinculado pelos botânicos de Berlim a muitas das suas descobertas, encontra-se por exemplo na árvore do género *Marquesia* e no arbusto *Strychnos Marquesii*, ambos endémicos em Angola.

MARTINS (DR. EMÍLIO VICTOR):

Delegado de Sanidade Pecuária da região do Baixo Cunene e Director da Estação Zootécnica de Vila Pereira d'Eça (Anchiba). Durante a sua permanência nesta região do extremo sul de Angola, colheu algumas centenas de plantas que foram determinadas, em 1933, no Herbário do Govêrno do Transvaal, em Pretória. Algumas dúzias de especímenes estão também depositados no Herbário do Instituto Botânico de Coimbra.

MORENO (CAPITÃO MATEUS):

Comandante de Bateria de Artilharia de Montanha em Sá da Bandeira. Coleccionou, desde 1936, algumas centenas de plantas, no distrito da Huíla, que remeteu para o Instituto Botânico de Coimbra.

MONTEIRO (TENENTE PICADOR, ANTÓNIO DA SILVA):

Agricultor e proprietário da Quinta do Ribatejo. Em 1938, remeteu, por intermédio do Capitão Mateus Moreno, para o Herbário do Instituto Botânico de Coimbra, algumas centenas de plantas colhidas na área da Humpata.

MONTEIRO (J. J. ROSE, MRS.):

Senhora de nacionalidade inglesa e muito bem relacionada com a direcção dos Jardins Reais de Kew. Durante o período em que acompanhou seu marido, autor do livro em 2 volumes *Angola and the river Congo*, London 1875, nas suas viagens de pesquizas mineiras por Angola e Moçambique, fez importantes colecções de plantas, que os taxonomistas do Herbário de Kew principiaram imediatamente a estudar. Na Flora da África Tropical, desde o volume II de 1877 até à presente data, encontram-se citadas as plantas que esta Senhora coleccionou nas colónias portuguesas, sobretudo entre Ambrizete e Bembe, Cambambe, Luanda e região desértica de Mossâmedes. A colecção principal, contendo dúzias de espécies típicas de Angola, está no Jardim de Kew. Foi esta Senhora que em 1872 mandou para a Europa o material sôbre o qual está fundada a *Angolaea fluitans*, planta que existe nos rápidos do Cuanza, em Cambambe e que, desde essa data, nenhum coleccionador voltou a encontrar. Depois da morte de seu marido, Mrs. MONTEIRO viveu em Lourenço Marques e escreveu o livro *Delagoa Bay: its natives and natural history*, London, 1891.

NEWTON (FRANCISCO XAVIER OAKLEY DE AGUIAR):

Nasceu no Pôrto em 1864. Era filho de ISAAC NEWTON. Numa carta, escrita em Lisboa em 8-III-1885, dizia FRANCISCO NEWTON que já tinha andado viajando pela Província

de Angola, tendo percorrido todo o distrito de Mossâmedes e a costa entre o Zaire e o Cabo Frio, e que, durante essas viagens, tinha feito alguns estudos e colecções botânicas e zoológicas. Num requerimento feito em Lisboa e datado de 27-VII-1885, em que NEWTON pedia para ir estudar a fauna da Província de S. Tomé e Príncipe, por conta do Govêrno, com o fim de enriquecer as colecções dos museus nacionais, diz o mesmo NEWTON que tinha estado em África durante três anos fazendo estudos zoológicos, acompanhando os exploradores Lord MAYO, ERIKSSON e ELSEN. Êste requerimento foi deferido pelo Ministro Pinheiro Chagas e, em Portaria de 7-VIII-1885, foi NEWTON encarregado de ir a S. Tomé e Príncipe estudar a fauna desta Província. Em 1886, visitou a colónia francesa Dahomey, fazendo também ali colecções botânicas.

José Vicente Barbosa do Bocage, num ofício de 4-VI-1895, diz que os resultados dos trabalhos de NEWTON, no que respeita à exploração das Ilhas de S. Tomé, Princípe e Ano Bom, já estavam aproveitados pela ciência, em sucessivas publicações vindas a lume no *Jornal das Sciências Matemáticas, Físicas e Naturais* da Academia Real das Ciências de Lisboa. Em 15-X-1895 foi nomeado para fazer a exploração zoológica de Timor, de onde regressou em 1897. Em 19-VIII-1898 foi encarregado da exploração botânica e zoológica de Cabo Verde e Guiné. Em 29-X-1892 de Angola; em 10-IV-1907 da Guiné; em 12-II-1908 foi publicada uma portaria exonerando-o dessa comissão.

O material botânico, remetido para Coimbra por NEWTON e estudado mais tarde em Berlim e Londres pelo pessoal especializado na taxonomia de plantas africanas, contém numerosas espécies típicas da flora africana, e o seu nome encontra-se vinculado a muitas das suas descobertas, como por exemplo no fungo *Dedalea Newtoni* Bres., colhido na Ilha do Príncipe em 1888; na gramínea *Ctenium Newtoni*, Hackel de Dahomey, freqüente também em Angola; e em *Hyparrhenia Newtoni* Stapf da Humpata e sul de Angola (1).

(1) Os dados aqui contidos sôbre êste explorador foram-nos fornecidos pelo Ex.^{mo} Sr. DR. LUÍS CARRISSO que por sua vez os obteve (carta de 28 de Janeiro de 1932) graças à gentileza do Ex.^{mo} Sr. General EDUARDO MARQUES.

NOLDE (BARONESA ISLE VON):

Mulher culta, esposa do agricultor e colono alemão Baron von NOLDE, proprietário da fazenda «Camacol», Quela, distrito de Malange. Coleccionou plantas, desde 1930, que remeteu para o Museu Botânico de Berlim. Duplicados dessa colecção encontram-se também no Museu Britânico em Londres e no Instituto Botânico de Coimbra.

O'DONNELL (HENRIQUE):

Director da Missão Geológica do Huambo (Nova Lisboa). Durante os anos de 1929-1933 fez colecções de algumas centenas de plantas no planalto de Benguela.

Estas plantas foram enviadas para o Instituto Botânico de Coimbra.

PACOCK (MISS M. A.)

Professora de Botânica na União Sul Africana. Em 1934 herborizou nos distritos de Cubango, Bié e Benguela.

A colecção principal perdeu-se na cidade do Cabo e os restantes especímes estão actualmente em Pretória. Outros exemplares, embora pouco numerosos, encontram-se em Berlim e no Museu Britânico de Londres.

PEARSON (H. H. W.):

Fundador do Jardim Botânico de Kirstenbosch, cidade do Cabo da Boa Esperança, onde se encontra sepultado desde 1916. Visitou Angola em 1908, coleccionando plantas no distrito da Huíla e Cuanza Norte. O itinerário dessa viagem está publicado na revista *Annals of the South African Museum*, volume IX, London, 1908-1909, e as suas colecções de plantas estão depositadas no Herbário dos Jardins Reais de Kew, Londres, assim como no Herbário «Harry Bolus» da Universidade da Cidade do Cabo da Boa Esperança.

PITTARD (MISS P.):

Esta Senhora coleccionou, nos anos de 1937-1938, algumas centenas de plantas nos arredores de Lobito e Ganda, assim como nas estações intermediárias da linha férrea de Benguela. Êste material está depositado no Museu Britânico de Londres.

POCOCH (M. A.):

Nas publicações recentes aparecem citações de plantas coleccionadas por êste naturalista no distrito de Cubango. Todo o material se encontra no herbário do Museu Botânico de Berlim.

POGGE (DR. PAUL):

Explorador e geógrafo de nacionalidade alemã. Viajou em Angola no século passado. Partiu de Malange em 1875 seguindo até Mona Quimbundo, próximo da Vila Henrique de Carvalho (Lunda). Aí permaneceu durante seis meses, regressando pelo mesmo caminho e atravessando o rio Cuango na altura onde hoje existe a ponte de alvenaria da estrada entre Nova Guia e Xa-Sengue, isto é, aproximadamente a 10° 30' lat. S.. Numa segunda viagem (1880-1884), foi acompanhado por H. WISSMANN. Seguiram pelo mesmo caminho até Mona Quimbundo e de lá dirigiram-se, pelas margens do rio Chicapa, na direcção norte, para o Congo Belga, onde se separaram. Na viagem de regresso por Angola, POGGE atravessou outra vez a terra do Muato Ianvo e veio a morrer em Luanda, em 17-III-1884, seis meses depois da sua chegada ao litoral.

O material botânico dêste viajante está depositado no Herbário do Museu Botânico de Berlim. O seu nome encontra-se ligado a muitas das suas descobertas incluindo duas plantas endémicas da Lunda, conhecidas como *Poggea* e *Poggeophyton*. Além do seu livro *No Reino do Muato*

Yanvo, Berlin, 1880, estão publicados diversos relatórios na revista *Mitt. Afrik. Ges.*, Berlim, dos anos 1880 até 1885.

POWELL COTTON (MISS A.):

Filha do Major Powell Cotton, caçador de feras e proprietário de um Museu de História Natural em Inglaterra, que fez uma viagem de estudos etnográficos pelo Baixo Cunene na companhia de sua irmã mais velha, Miss D. Powell Cotton. Coleccionou plantas nas terras dos Dongoenas, Cuamatos e Cuanhamas durante os anos de 1936 e 1937. Os filmes «Cine Kodack», sôbre os povos do Baixo Cunene, feitos por estas jovens Senhoras, foram muito apreciados em Londres.

SCHINZ (DR. HANS):

Director durante muitos anos do Jardim Botânico de Zurich. Desembarcou em 1883 em Mossâmedes e seguiu para Ovambolândia, atravessando nesta jornada a planície de Namib e as terras do Baixo Cunene. As avultadas colecções dêste intrépido explorador, que ainda vive, encontram-se nos Museus Botânicos de Berlim, Zurich e Kew.

SERPA PINTO (MAJOR):

Explorador português e autor do livro *Como eu atravessei a África*. Fez em 1880, no planalto de Benguela, pequenas colecções que se encontram arquivadas nos Herbários das Universidades de Lisboa e Coimbra.

SOYAUX (H.):

Da publicação *Die Vegetation Afrikas*, Berlim, 1908-1910, consta que SOYAUX era de nacionalidade alemã e que

residiu em Chinxocho (5.° 1' L. S.) Massabi, Território de Cabinda e mais tarde no Gabão. As suas colecções foram feitas no território português e no Maiombe Francês durante os anos de 1874-1876. Encontram-se nos Museus Botânicos de Berlim e Kew e contêm espécies típicas de Angola, como por exemplo *Celtis Soyauxii*, muito comum nas florestas do Cazengo e Amboim.

THEUSCH (TEUCZ):

Naturalista da expedição à bacia hidrográfica do Zaire e Cuango chefiada pelo Major Alexandre von Mechow. Desembarcaram em 1878 em Luanda, seguindo depois para o planalto de Malange, via Dondo e Pungo Andongo. A sua colecção de plantas de Angola, que contém algumas espécies típicas, encontra-se nos Museus Botânicos de Berlim e Kew, muitas vezes sob o título de Mechow e Teucz.

O relatório dessa expedição encontra-se publicado na *Verh. der Gesellsch. f. Erdkunde 1882*, S. 475. ff., Berlim, como título de *Aufklärung des Kuango-Stromes, 1878-81.*

WAWRA VON FERNSEE (DR. HENRI):

Naturalista austríaco muito viajado. Desembarcou em Benguela em 1857 e ali coleccionou algumas centenas de plantas que foram publicadas em *Sertum Benguelense*, Viena de Áustria, Academia das Ciências, XXVIII (1859).

WELLMAN (DR. F. CREIGHTON):

Médico canadiano ao serviço das Missões Americanas do planalto de Benguela. Foi para Angola em 1902. Em 1906 mandou, desprovidos de números, 80 especímenes de plantas colhidos no Bailundo, para o Herbário dos Jardins Reais de Kew. Uma segunda remessa, também coleccionada no planalto de Benguela, contendo os números

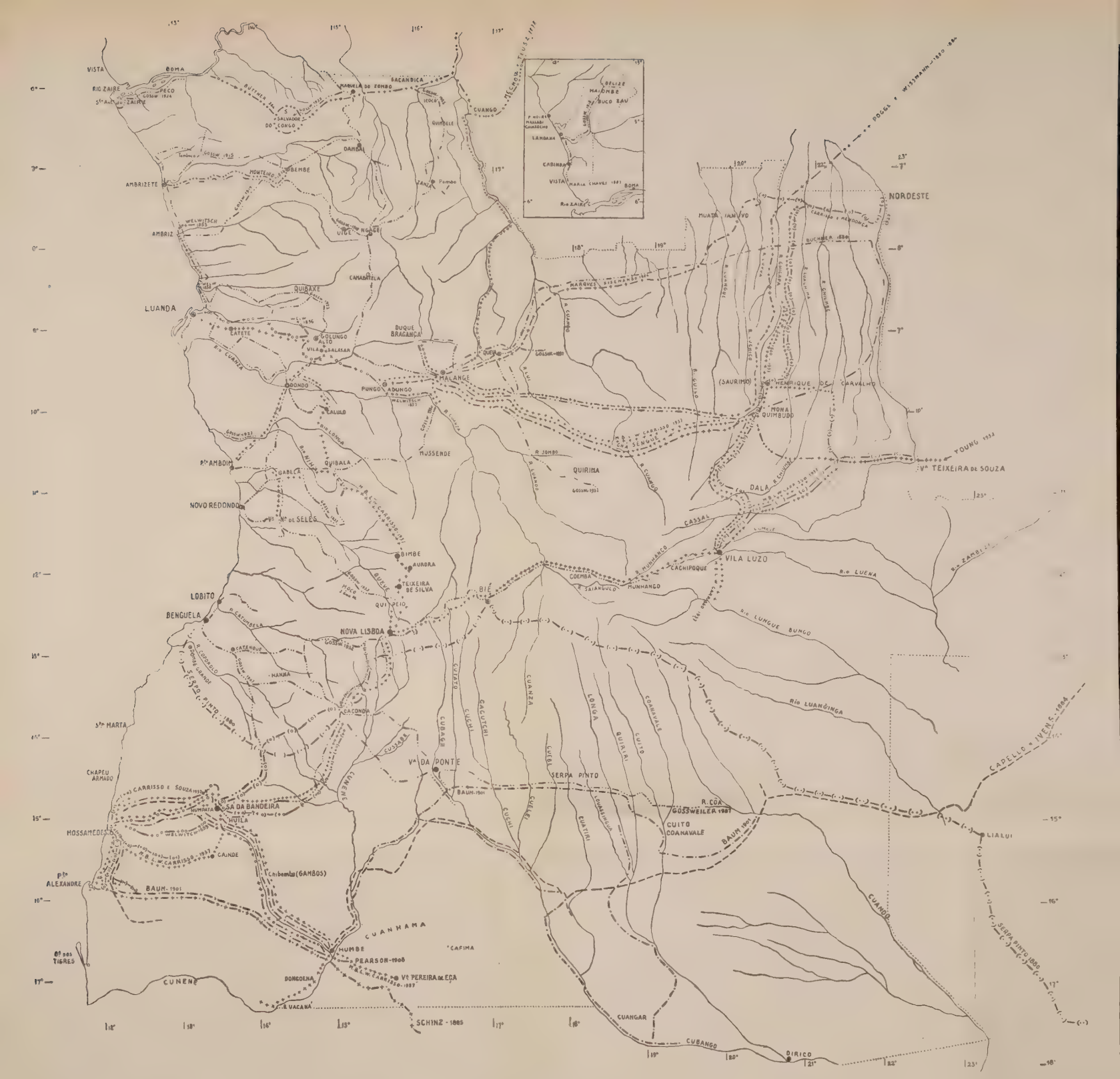
1765 a 1820 e as anotações de 15°, 5' L. S., 12° 44' L. S. e alt. 1360, foi recebida pelo mesmo Herbário de Kew. Os restantes números estão, segundo parece, no Herbário do Museu Botânico de Berlim.

WELWITSCH (DR. FREDERICH):

Médico e naturalista austríaco, ao serviço do Govêrno Português na Colónia de Angola durante os anos de 1853 a 1861. Foi o principal investigador da flora de Angola. As suas colecções botânicas contêm plantas dos distritos de Luanda, Cuanza Norte, Malange, Benguela, Mossâmedes e Huíla e encontram-se depositadas nos Herbários de Lisboa e Museu Britânico. Por disposição testamentária do DR. WELWITSCH, executada pela Academia de Ciências de Lisboa, foram entregues duplicados de plantas dêste explorador aos Herbários de Berlim, Coimbra, Kew, Paris, S. Petersburgo (Leningrado) e Viena. Êste material botânico encontra-se estudado e foi publicado desde 1896 pelo Museu Britânico de Londres numa obra em 2 volumes. Uma biografia com o título *O Dr. Frederich Welwitsch e a sua obra*, escrita pelo Prof. José de Almeida, apareceu, em partes, no *Boletim da Agência Geral das Colónias*, desde o número do mês de Julho de 1925.

YOUNG (R. G. N.):

Naturalista inglês formado em artes e ciências pela Universidade de Johannesburg, Transvaal. Depois de ter feito explorações botânicas nas áreas de Dilolo e Catanga, no Congo Belga, entrou em Angola, em 1932, acompanhado de sua mulher, pela Vila Teixeira de Sousa. No distrito da Lunda fez estações no Dundo, Henrique de Carvalho, Dala e Xa-Sengue; no distrito de Moxico em Vila Luso. Mais tarde seguiu para Malange e Luanda. Todo o material coleccionado durante esta longa viagem, desde a Rodésia do Norte até Luanda, está na posse do Museu Britânico de Londres.


VISTA
BOMA
RIO ZAIRE
PECO
GOSSW 1924
S^to ANTº do ZAIRE
BUFFALO R.
S. SALVADOR DO CONGO
MARQUEZ DE POMBEIRO
SACANDICA
CUANGO
QUIMBELE
DANDE
BEMBE
MONTEIRO
AMBRIZETE
AMBRIZ
WELWITSCH 1853
LUCE
CAMABELA
QUIBAXE
LUANDA
LATETE
OLUNGO ALTO
VILA SALAZAR
DUQUE BRAGANÇA
CUEVE
MALANGE
R. LUCALA
R. CUANZA
ADONDO
PUNGO ADUNGO
CALULO
R. LONGA
MUSSENDE
P^te AMBOIM
GABELA
QUIBALA
R. QUILO
R. LUANDO
R. JOMBO
QUIRIMA
GOSSW 1931
NOVO REDONDO
V^a Nº de SELES
BIMBE
AUGUSTA
TEIXEIRA DE SILVA
LOBITO
BENGUELA
R. CATUMBELA
NOVA LISBOA
CACONDA
HANHA
S^ta HARTA
CHAPEU ARMADO
V^a DA PONTE
SERPA PINTO
BAUM 1901
SA DA BANDEIRA
HUMATA
HUILA
HOSSAMEDES
CAINDE
P^te ALEXANDRE
Chibemba (GAMBOS)
CUANHAMA
CUNENE
R. CUBANGO
R. VACANA
HUMBE
PEARSON 1908
CAFIMA
Vª PEREIRA de ECA
DONGOENA
SCHINZ 1885
CUANGAR
CUBANGO
DIRICO
R. COA
GOSSWEILER 1907
CUITO COANAVALE
LIALUI
CAPELLO e IVENS 1884
R. LUANGUINGA
R. LUNGUE BUNGO
R. LUENA
VILA LUZO
CACHIPOQUE
COCOMBA
SAIANGULO
MUNHANGO
DALA
CASSAI
R. CUANDE
R. ZAMBEZE
NORDESTE
MUATA IANVVO
BUCHNER 1880
POGGE e WISSMANN 1875
MARQUES 1884
R. CUANGO
R. LUACHIMO
R. LUBILASH
R. LOMAMI
R. SANKURU
(SAURIMO)
HENRIQUE DE CARVALHO
MONA QUIMBUNDO
YOUNG 1932
Vª TEIXEIRA DE SOUZA
MECHOW e TEUCZ 1878
R. CUBAGE
R. CUCHI
R. CACUTCHI
R. CUATIR
R. LOMAMINHA
R. CUITO
R. CUANAVALE
R. LONGA
R. QUIRIRI
R. CUANZA
SERPA PINTO 1880
CAPELLO e IVENS 1884
BAUM 1901
CARRISSO e SOUSA 1937
CARRISSO e MENDONÇA 1927
MONTEIRO 1872
GOSSWEILER 1905
MARQUES 1884
MECHOW e TEUCZ 1878
WELWITSCH 1853
YOUNG 1932
PEARSON 1908
SCHINZ 1885
SERPA PINTO 1880
POGGE 1875
BUCHNER 1880
BÜTTNER 1884
CAPELO e IVENS 1881
CARRISSO (MISSÃO BOT.) 1937
LEGENDA

CONTRIBUÏÇÕES PARA O CONHECIMENTO DA FLORA DE ÁFRICA

I

NOVAS ESPÉCIES DA FLORA DE ANGOLA

por

A. W. EXELL e F. A. MENDONÇA

Por motivos de ordem técnica do estudo da Flora de Angola, que temos entre mãos, não pudemos preparar mais extensa contribuïção para o *In Memorium* do malogrado Prof. Dr. L. W. CARRISSO, a-pesar-de termos averiguadas numerosas espécies novas das famílias *Tiliaceae-Ampelidaceae*, dos materiais da Missão Botânica a Angola, de 1937. Membros desta frutuosa Missão, prestamos à memória do intrépido Chefe e querido amigo a rendida homenagem da nossa admiração pelo Homem Bom e pelo sábio que tombou no seu pôsto de trabalho por amor à ciência e à sua Pátria.

Polygala Carrissoana EXELL & MENDONÇA, sp. nov. (Polygalaceae)

Herba perennis prostrato-arcuato-adscendens, caulibus juventute fulvo-pilosis tandem pilosulis. *Folia* petiolata, petiolo 3-10 mm. longo fulvo-piloso, lamina suborbiculare ovata elliptica ovato-elliptica vel ovato-lanceolata apice rotundata obtusa vel acuta basi paullo inaequilaterale in petiolum unilateraliter decurrente, 10-55 × 8-30 mm., supra subtusque sparse appresse setuloso-pilosa. *Flores* in racemos pseudo-terminales bracteatos, bractea lanceolato-apiculata 2.5-3 mm. longa margine ciliolata, dispositi. *Sepala* caduca carinata, 2.5-3 mm. longa, posteriora acuta anteriora fere ad apicem connata. *Alae* caducae obovato-oblongae, 5 × 2 mm., margine rubrae. *Petala* superiora oblonga 2 mm. longa, carina 3.5 mm. longa cristata, crista

lobata. *Capsula* nuda quadrangula apice emarginata basi leviter rotundata vel subcordata, 3×3 mm., juventute minute pubescens, seminibus subpyriformibus, 2.5-3×1.3 mm., albo-sericeis, arillo parvo appendicibus duobus parvis instructo.

LUNDA: próx. de Vila Henrique de Carvalho, alt. c. 1100 m., fl. e fr., 22. IV. 1937, *Exell & Mendonça* 983 (BM, tipo; Coi; Lis. JC) (1).

Esta espécie pertence à Sect. *Chamaebuxus* e é próxima de *P. Cabrae* Chod., da qual difere pelas inflorescências mais longas, pedicelos mais curtos, fôlhas menores e mais espessas e pelo indumento rígido e fulvo. A espécie encontra-se também no Congo Belga (*Vanderyst* 5446, no herbário de Bruxelas).

Sedopsis Carrissoana EXELL & MENDONÇA, sp. nov. (Portulacaceae).

Herba annua prostrata radicans, ramulis ad nodos lanuginosis ceteroque glabris. *Folia* caulina carnosa elliptica supra plana subtus convexa, 2.5-3.5×1-2 mm., glabra, involucralia subtrigona. *Flores* rosei terminales in cymas plurifloras dispositi. *Sepala* scariosa erecta ovata basi truncata, 2.5×2 mm., glabra. *Petala* 3 mm. longa apice rotundata glabra in tubum 1.5 mm. altum connata. *Stamina* 4, filamentis 0.9 mm. longis ad corollae tubum basin versus insertis, antheris 0.7 mm. longis basi divaricatis. *Ovarium* ovato-oblongum glabrum, stylo quadrifido, stigmatibus breviter plumosis, ovulis numerosis. *Capsula* basin versus circumcisa, operculo conico. *Semina* numerosa subreniformia brunnea, tuberculis parvis cinereis in lineas concentricas ornata.

HUILA: rio Cunene, Ruacaná, alt. c. 1000 m., nas fendas das rochas, fl. e fr., 8.VI.1937, *Exell & Mendonça* 2716 (BM, tipo; Coi; K; Lis. JC; Lis. U).

(1) As abreviaturas são as empregadas no *Conspectus Florae Angolensis*.

Esta espécie difere das anteriormente descritas de Pungo Andongo (*S. sedoides* (Welw.) Exell & Mendonça e *S. saxifragoides* (Welw.) Exell & Mendonça) pelo estilete quadrifido, em cujo caracter precisa ser modificada a diagnose do género, mas concorda pela coalescência das pétalas até metade do comprimento e a presença de apenas quatro estames. A afinidade com *S. saxifragoides* é muito estreita. *Portulaca hereroensis* Schinz pertence também a esta afinidade e deve ser transferida para o género *Sedopsis* (1). Esta última espécie difere de *S. Carrissoana* pelas fôlhas maiores tôdas trigonais, pela corola branca de pétalas coalescentes até cêrca de dois terços, filetes 1.5 mm. longos e anteras maiores não divaricadas na base. (Êstes pormenores provêm do espécime *Dinter* 7076 (BM) classificado como *Portulaca hereroensis* Schinz pelo próprio Dinter).

Ceraria Carrissoana EXELL & MENDONÇA, sp. nov. (Portulacaceae).

Suffrutex, frutex vel *arbor* parva ad 2-3 m. alta, ramis in sicco carnosulis rugosis cinereis glabris, ramulis ultimis c. 1.5 mm. crassis nodibus subdecussatis. *Folia* e ramis abbreviatis orta geminata petiolata, petiolo 4-5 mm. longo, lamina in vivo crassa obovata vel suborbiculare vel elliptica basi cuneata, 1-3.5 × 1-1.8 cm., omnino glabra. *Flores* bisexuales (vel nonnunquam dioici?) ad nodos 2-6-fasciculati pedicellati, pedicellis gracilibus 1.5-3 mm. longis glabris, bracteis ovato-acuminatis minutis. *Sepala* 2 obverse semi-elliptica medio costata, 2-3 × 1 mm., persistentia glabra. *Stamina* 5, filamentis 2 mm. longis glabris, antheris 1 mm. longis glabris versatilibus, thecis basin versus paullo divergentibus. *Ovarium* ellipsoideum applanatum, 1.8 × 0.6-0.8 mm., glabrum, stylo nullo, stigmatibus 2. *Fructus* juvenilis ellipticus applanatus corolla accrescente vestitus.

MOSSÂMEDES: Montemor, Km. 74 do Caminho de Ferro de Mossâmedes, alt. c. 500 m., fr. jov., 20.V.1937, *Exell*

(1) ***Sedopsis hereroensis*** (SCHINZ) EXELL & MENDONÇA, comb. nov. *Portulaca hereroensis* Schinz in Mém. Herb. Boiss. 20:18 (1900).

& *Mendonça* 2107 (BM; Coi; Lis. JC); Km. 70 do Caminho de Ferro de Mossâmedes, alt. 350-450 m. fl. e fr. jov., 19.V.1937, *Exell & Mendonça* 2171 (BM, tipo; Coi; Lis. JC); Chipeia, alt. 350 m., *Gossweiler* 10840 (Coi); Serra da Lua, alt. 500 m., *Gossweiler* 10864 (BM; Coi).

A descoberta desta espécie no Distrito de Mossâmedes alarga muito a área conhecida da distribuïção do género *Ceraria* que é registado pela primeira vez para a Africa tropical. As espécies já descritas provêm tôdas da parte extra-tropical de Africa austro-ocidental.

C. Carrissoana é muito semelhante a *C. fruticulosa* Pearson & Stephens, da qual difere pela estatura, dimensões das fôlhas, forma das brácteas, dos nós floríferos, e flores em regra bisexuais. Êste último caracter não está em conformidade com a diagnose de Pearson e Stephens. Êstes autores separam o seu género *Ceraria* de *Portulacaria* pelas características seguintes — «*Ceraria* differs from *Portulacaria* in being dioecious and in having a slightly flattened ovary and a fruit which is at first 1-winged and later (nearly ripe fruit seen only in *C. fruticulosa)* fleshy and wingless; the fruit of *Portulacaria* is 3-winged and dry» (H. H. W. Pearson and E. L. Stephens in Ann. S. Afr. Mus. IX: 32, 1912).

O exame das flores da nossa espécie mostra maioria de flores que parecem verdadeiramente bisexuais (algumas parecem ter estames abortivos). Ainda que o caracter *flores dioicas* se revele agora não ser uma diferença constante entre *Ceraria* e *Portulacaria* não hesitamos em manter o primeiro género que parece bem distinto pelos outros caracteres inumerados por Pearson e Stephens. Infelizmente, o nosso material não tem frutos maduros mas o hábito da planta mostra estreita afinidade com *Ceraria fruticulosa* e não temos dúvida que a espécie angolana pertence a êste género.

Melhania Carrissoi EXELL & MENDONÇA, sp. nov. (Sterculiaceae).

Arbuscula 1 m. alta, ramulis primo stellato-tomentosis demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo stellato-

-tomentoso ad 0.5-2.5 cm. longo, lamina ovata apice rotundata margine serrata basi cordata 5-nervia, 2-7 × 1.5-5 cm., omnino stellato-tomentosa vel dense stellato-pubescenti, stipulis filiformibus 3-6 mm. longis stellato-pubescentibus. *Flores* in cymas axillares 1-4-floras dispositi, pedunculo stellato-tomentoso ad 3 cm. longo, pedicellis stellato-tomentosis ad 1.5 cm. longis, bracteolis ovatis apice acuminatis acutis basi cordatis accrescentibus, 10-15 × 4-9 mm., stellato-tomentosis vel dense stellato-pubescentibus. *Sepala* anguste lanceolata acute dorso unicostata, 13-16 × 2.5-3.5 mm., dense stellato-pubescentia. *Petala* obovata, 15-20 × × 12-15 mm., glabra. *Stamina* 5, antheris oblongis 3.5 mm. longis, filamentis 1 mm. longis basi cum staminodiis spathulatis 6 mm. longis glabris in tubum 1.5 mm. altum connatis. *Ovarium* ovoideo-subglobosum, 3 × 2.7 mm., dense stellato-pubescens, loculis 5-ovulatis, stylo 3.5 mm. longo glabro, stigmatibus 1.5 mm. longis. *Capsula* subglobosa, c. 7 mm. in diam., dense stellato-pubescens, seminibus convexo-trigonis 2 mm. longis.

MOSSÂMEDES: Pedras Salvadoras, fl. e fr., 13.VI.1937, *Carrisso & Sousa* 348, (BM, tipo; Coi; Lis. JC); Morros das «Paralelas», 14.VI.1937, *Carrisso & Sousa* 354 (BM; Coi; Lis. JC); Montemor, Km. 74 do Caminho de Ferro de Mossâmedes, alt. c. 500 m., fl. e fr., 19.V.1937, *Exell & Mendonça* 2192 (BM; Coi).

«Subarbusto até 1 m. com flores brancas ou amarelas do mato xerófilo espinhoso e do deserto».

Esta espécie pertence ao Subgen. *Eumelhania* K. Schum.

Dombeya Antunesii EXELL & MENDONÇA sp. nov.

Arbor vel *arbascula* 3-8 m. alta, ramulis primo stellato-hirsutis demum glabrescentibus. *Folia* longe petiolata, petiolo usque 10 cm. longo, primo dense stellato-hirsuto demum glabrescenti, basi stipulato, stipulis lanceolatis 14 × 4 mm., lamina ovata apicem versus leviter trilobata apice acuta basi profunde cordata 7-9 nervia, 11-23 × 10-16

cm., supra primo densissime demum sparsiore stellato--pilosa. *Flores* pedicellati, pedicello 1.5-2 cm. longo stellato--piloso, in pseudo-umbellas multifloras longe pedunculatas, pedunculo 7 cm. longo stellato-piloso, dispositi. *Sepala* anguste lanceolata acuta, 10×3-3.5 mm., extus stellato--pilosa. *Petala* late obovata, 12×10 mm., glabra. *Ovarium* 5-loculare, loculis 4-5-ovulatis intus glabris, stylo 4.5 mm. longo glabro, stigmatibus 5 recurvis.

HUILA: Huila, fl. V, *Antunes* A 58 (BD, tipo); Serra da Chela e próx. de Mumpula, fl. VI, *Welwitsch* 4731 (BM; Lis. U).

O espécime de Welwitsch foi citado por Hiern (Cat. Afr. Pl. Welw. I:87, 1896) sob *Assonia Burgessiae* var. *crenulata* (Szyszyl.) Hiern. *Dombeya Antunesii* difere da *D. Burgessiae* pelas flores menores, inflorescências mais distintamente pseudo-umbeladas, pedúnculos mais curtos, pedicelos gráceis e lobos laterais das fôlhas infletidos para o ápice. As flores no espécime típico são adiantadas demais para descrever o androceu.

A espécie pertence à Sect. *Eudombeya* K. Schum. e é da afinidade de *D. Burgessiae* Gerr.

Hermannia Johnstonii EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Herba perennis, caulibus verisimiliter prostratis stellato-pubescentibus vel stellato-tomentellis et glanduloso-pilosulis. *Folia* petiolata, petiolo stellato-tomentello 3-6 mm. longo, stipulis ovatis margine denticulatis 3-5 mm. longis, lamina ovata vel ovato-lanceolata apice acuta margine dentata basi cordata, 15-35×8-22 mm., supra subtusque stellato-pilosula, nervis supra leviter insculptis subtus prominulis. *Flores* geminati, pedunculo 10-15 mm. longo, glanduloso-pubescenti, bracteolis ovato-lanceolatis 3-4 mm. longis basi connatis, pedicellis 6-15 mm. longis glanduloso-pubescentibus. *Sepala* lanceolata acuta, 7×2 mm., fere ad medium connata, glanduloso-pubescentia. *Petala* sepala superantia obovato-spathulata, 8×3 mm., basin

versus margine stellato-puberula. *Stamina* sepalis aequantibus, antheris 4 mm. longis glabris, filamentis 4 mm. longis apicem versus linearibus, basin versus oblongis, 0.3 mm. latis, ad medium callosis et dense stellato-pilosulis. *Ovarium* obovoideum pentagonum 3 × 2.5 mm., stellato-tomentellum, ovulis c. 14 pro loculo, stylis 5 cohaerentibus 4 mm. longis basin versus pilosulis.

HUILA: Humpata, *Johnston* s. n. (K, tipo).

Esta espécie pertence ao Subgen. *Mahernia* (L.) K. Schum., Ser. *Dentatae* Harv. Parece próxima de *H. depressa* N. E. Br. da qual difere pelas fôlhas mais ou menos densamente estrelado-pilosulas, e de *H. adenotricha* K. Schum. da qual difere pelas fôlhas cordiformes na base.

Hermannia Pearsonii EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Herba verisimiliter perennis, ramulis prostratis sparse pilosis et dense glanduloso-pubescentibus vel glanduloso-pilosulis. *Folia* petiolata, petiolo glanduloso-pubescenti, 3-8 mm, longo, stipulis 2-3 mm. longis sparse pilosis et dense glanduloso-pubescentibus, lamina lineari-oblonga vel lineari-elliptica apice acuta margine serrulata basi cuneata, 10-35 × 2-6 mm., supra subtusque stellato-pubescenti, costa media nerviisque supra insculptis subtus prominulis. *Flores* solitarii axillares, pedunculo ad 15 mm. longo glanduloso-pubescenti apice bibracteolato, bracteolis filiformibus 2.5 mm. longis, pedicello 3-4 mm. longo. *Sepala* lanceolata acuta 7.5-8.5 mm. longa dense pilosula basi in calycem 1.5 mm. altum connata. *Petala* quam sepala multo breviora, 3.5-4 × 2 mm., glabra. *Stamina* quam sepala paullo breviora, antheris 5.5 mm. longis ciliolatis, filamentis late cuneatis, 2 × 2 mm., margine ciliolatis. *Ovarium* obovoideum pentagonum, 2.5 × 1.8 mm., loculis c. 9-ovulatis, stylis 5 cohaerentibus 4 mm. longis, ciliolatis. *Capsula* apice breviter quinquecornuta.

HUILA: entre Chibemba e Cahama, *Pearson* 2404 (K,

tipo); prox. de Camacunde, Vila Pereira de Eça, *A. Powell-Cotton* 1186 (BM).

«Branches prostrate; among grasses in open places» (Pearson).

Esta espécie pertence ao Subgen. *Acicarpus* Harv. e difere de *H. viscosa* Hiern pelas pétalas menores e pecíolos mais curtos. *H. boraginiflora* Hook. é também muito próxima, mas tem pétalas muito maiores quási igualando o comprimento das sépalas.

Leptonychia Youngii EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Arbor vel *arbuscula*, ramulis gracilibus juventute sparse stellato-puberulis mox glabrescentibus nitidulis. *Folia* petiolata, petiolo 4-6 mm. longo sparse stellato-puberulo, glabrescenti, lamina oblanceolata longe acuminata basin versus cuneata basi subrotundata trinervia, 6-15 × 1.5-4.5 cm., supra glabra subtus sparsissime stellato-puberula et vix distincte minute lepidota, costis lateralibus 5-7-paris. *Flores* in cymas breves axillares 1-4-floras plerumque 2-5-fasciculatas, pedunculo 1-4 mm. longo minute stellato-puberulo, bracteolis ovatis 0.6 mm. longis, pedicellis 1-4.5 mm. longis minute stellato-puberulis. *Sepala* oblonga, 6-6.5 × 1.7-1.9 mm., extus dense minute stellato-puberula. *Petala* suborbicularia margine cohaerentia, 1.3 × 1.2 mm., dense pubescentia. *Stamina* fertilia 10, antheris 1 mm. longis, filamentis 3-3.5 mm. longis basi cum staminodiis in tubum 1 mm. altum connatis, staminodiis brevibus cum petalis alternantibus 1 mm. longis, longioribus cum staminibus fertilibus in phalanges connatis et filamentis staminium fertilium aequilongis. *Ovarium* subglobosum, 1.5 × × 1.5 mm., dense stellato-pubescens, stylo 4.5 mm. longo basin versus ciliato. *Fructus* ignotus.

LUNDA: Dundo, rio Luachimo, *Young* 546 (BM, tipo).

Esta espécie é muito semelhante a *L. Mildbraedii* Engl. mas difere pelas sépalas mais curtas (8 mm. de comprimento em *L. Mildbraedii)*, filetes e estilete mais longos.

Cola Noldeae EXELL, sp. nov.

Arbor, ramulis stellato-pubescentibus. *Folia* spiraliter ordinata petiolata, petiolo 1-3.5 cm. longo stellato-puberulo apice incrassato, lamina integra subcoriacea elliptica apice acuminata basi cuneata omnino fere glabra, 10-14 × 3.5-5 cm., costa media supra prominula subtus prominente, costis lateralibus 6-8-paris, stipulis 5 mm. longis valde caducis. *Flores* ♂ breviter pedunculati, pedunculo 2-3 mm. longo, in axillis foliorum (et foliorum delapsorum) dense fasciculati. *Calyx* breviter campanulatus 5 mm. longus extus dense fusco-velutinus intus ad loborum apices stellato-puberulus, lobis lanceolatis 2.5-3 mm. longis. *Anthera* 10, uniserialia, c. 5 mm. longa, androphoro 2.5-3 mm. longo glabro. *Flores* ♀ et *fructi* ignoti.

MALANGE: Quela, floresta higrófila, fl. X-XI, *I. Nolde* 332 (BD, tipo).

Esta espécie pertence ao Subgen. *Haplocola* K. Schum. e parece ser próxima de *C. yambuyaensis* De Wild. (ex descr.), mas difere dela pelas flores menores e anteras muito mais curtas.

Grewia myriantha EXELL & MENDONÇA, sp. nov. (Tiliceae)

Frutex scandens 4 m. altus, ramulis primo stellato-tomentellis glabrescentibus, folia petiolata, petiolo 4-7 mm. longo stellato-tomentello, stipulis linearibus 2-2.5 mm. longis, lamina obovato-elliptica vel obovato-oblonga vel elliptica vel elliptico-oblonga apice abrupte acuminata acumine obtuso margine integra basi subrotundata vel obtusa, 3-11 × × 1.5-5 cm., supra juventute ad nervos stellato-puberula mox glabrescenti ceteroque glabra subtus stellato-puberula. *Flores* parvi aurantiaco-rubri in paniculas multifloras terminales et axillares dispositi, pedicellis 3-6 mm. longis stellato-tomentellis. *Sepala* obovato-oblonga cymbiformia 4-5 × 2.5 mm. omnino minute velutina. *Petala* ovato-acuminata 2 × 1 mm. basi glandulosa, glandula margine pube-

rula. *Androgynophorium* 1 mm. longum minute puberulum. *Stamina* 2.5-3.5 mm. longa. *Ovarium* dense stellato--tomentosum, stylo 2 mm. longo glabro stigmatibus erectis.

CABINDA: Maiombe, Pango Munga, fl. I, *Gossweiler* 6186 (BM); Maiombe Belize, fl. III, *Gossweiler* 7014 (BM, tipo).

Esta espécie pertence à Sect. *Microcos* (L.) Wight & Arn., Subsect. *Integristipulae* Burret. Aproxima-se de *Grewia Seretii* De Wild., da qual difere pelas fôlhas mais abruptamente acuminadas, não pilosas, apenas tomentelas sôbre as nervuras da página inferior, e pelo ovário densamente tomentoso (glabro em *G. Seretii*).

Grewia benguellensis EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Frutex 1.5 m. altus, ramulis primo stellato-tomentosis mox glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo 2-4 mm. longo stellato-pubescente, stipulis anguste lanceolatis 3.5-4 mm. longis, lamina elliptica apice rotundata margine minute serrata basi plerumque paullo cordata, 0.7-2.3 × 0.4-1.9 cm., supra praecipue ad nervos stellato-puberula glabrescenti subtus stellato puberula et ad nervos stellato-pilosula demum glabrescenti. *Flores* oppositifolii plerumque solitarii, pedunculo gracile 2-7 mm. longo stellato-pubescenti, pedicelo simili. *Sepala* 7 × 1.3 mm. *Petala* linearia, 3 × 0.4 mm., basi glandulifera, glandula margine ciliata. *Androgynophorium* 0.5-1.3 mm. longus glabrum. *Stamina* 3-3.5 mm. longa. *Fructus* normaliter inciso-4-lobatus, pyrenis 4.5-5 mm. diam. sparse pilosulis.

BENGUELA: Lengue, alt. 50 m., fl. e fr., 16. XII. 1932, *Gossweiler* 9708 (BD; BM, tipo; Coi; Lis. JC).

Esta espécie pertence à Sect. *Oppositiflorae* Burret, Subsect. *Ellipticipetalae* Burret e aproxima-se de *G. tenax* (Forsk.) Fiori. Êste último epíteto, no senso lato em que

usualmente é empregado, constitui uma espécie muito polimorfa. *G. benguellensis* difere nìtidamente de *G. tenax* típica pelas fôlhas elípticas pequenas miudamente serradas. As flores são quási sempre solitárias, mas há indícios de existirem alguns pedúnculos plurifloros.

Grewia mossamedensis EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Frutex 1-2 m. altus, ramulis primo stellato-pubescentibus vel stellato-tomentosis demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo 2-10 mm. longo primo stellato-tomentoso demum glabrescente stipulata, stipulis linearibus 3-5 mm. longis, lamina ovata vel ovato-elliptica vel late elliptica vel suborbicularia pice acuta vel obtusa vel leviter acuminata vel nonnunquam subrotundata margine serrato-dentata, basi plerumque rotundata nonnunquam cuneata, 1-3.7 × × 0.6-2.4 cm., supra subtusque stellato-pubescenti demum glabrescenti. *Flores* albidi solitarii oppositifolii, pedunculo 4-6 mm. longo primo dense stellato-pubescenti demum glabrescenti, pedicello 5-6 mm. longo simili. *Sepala* 12 × 2 mm. *Petala* anguste elliptica, 8-9 × 2.5-3 mm., basi glandulifera glandula margine ciliata. *Androgynophorium* 1 mm. longum glabrum. *Fructus* normaliter inciso-4-lobatus, 4-pyrenus, pyrenis usque 7 mm. diam. sparse pilosulis aurantiacus.

MOSSÂMEDES: rio Mucungo, arbusto de 1 m., frutos maduros aurancíacos, fr., 27. V. 1937, *Exell & Mendonça* 2269 (BM, tipo; Coi; Lis. JC).

HUILA: Vila Pereira de Eça, arbusto muito ramificado, fr., 12. VI. 1937, *Exell & Mendonça* 2829 (BM; Coi; Lis. JC).

Esta espécie pertence à Sect. *Oppositiflorae* Burret, Subsect. *Ellipticipetalae* Burret, e, de harmonia com a sua classificação dêste género, aproxima-se de *G. tenax* (Forsk.) Fiori, da qual difere pelas fôlhas mais espessas, serrado-dentadas (não crenadas), sempre mais compridas que

largas, nunca cordiformes na base, e pelos pedúnculos mais espessos.

O espécime *Welwitsch* 1378, do Bumbo, distrito de Mossâmedes, pertence aqui.

Grewia Carrissoi EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Frutex, ramulis primo dense stellato-pubescentibus demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo 4-5 mm. longo stellato-pubescenti, stipulis lineari-lanceolatis 4-4.5 mm. longis, lamina ovata vel ovato-elliptica apice acutiuscula vel obtusa nonnunquam leviter acuminata, margine minute serrata base paullo cordata, 1.3-3.6×0.8-2.1 cm., supra stellato-puberula glabrescenti subtus stellato-pubescenti et ad nervos stellato-pilosula. *Flores* oppositifolii plerumque in triades nonnunquam solitarii, pedunculo gracile 5-13 mm. longo stellato-puberulo glabrescenti, pedicellis similibus apice incrassato 4-7 mm. longis. *Sepala* stellato-tomentella 6 mm. longa. *Petala* linearia, 6-7×1 mm., fere glabra basi glandulifera, glandula margine ciliata. *Androgynophorium* 0.5-1 mm. longum glabrum. *Fructus* normaliter inciso-4-lobatus, 4-pyrenus, pyrenis usque 5.5 mm. diam. sparse pilosulis.

MOSSAMEDES: Morro Preto, *Carrisso & Sousa* 211 (BM, tipo; Coi; Lis. JC).

Esta espécie é muito próxima da anterior da qual difere pelas flores em tríades, frutos menores, pedúnculos menos espessos e margens das fôlhas miudamente serradas. É também muito próxima de *G. rupestris* Dinter & Schinz da qual difere pelos pedúnculos mais gráceis e flores distintamente menores.

Grewia argentea EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Suffrutex 0.5 m. altus, ramulis primo dense stellato-pubescentibus demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, pe-

tiolo 3-7 mm. longo stellato-tomentello, stipulis deciduis, lamina lanceolata vel elliptico-lanceolata vel auguste elliptica apice acuta margine serrata basi rotundata, 4-13 × × 1-5.2 cm., supra scabriuscula sub-bullata sparse stellato--puberula subtus densissime albo-velutina et ad nervos sparse brunneo-stellato-puberula. *Flores* (delapsi) 1-4-umbellati oppositifolii vel extra-axillares, pedunculo usque 3 mm. demum incrassato glabrescenti, pedicellis similibus 6-10 mm. longis. *Fructus* normaliter subinciso-4-lobatus, 4-pyrenus, pyrenis 6-8 mm. diam. verruculosis sparse stellato-puberulis.

MOSSAMEDES: colinas da base da Serra da Chela, próx. de Humbia, sub-arbusto de 0.5 m., fr. V, *Exell & Mendonça* 2066 (BM, tipo; Coi; Lis. JC).

Esta espécie parece distintíssima pelas fôlhas grandes lanceoladas com indumento velutino pulcro argenteo na página inferior. Pelo aspecto geral da planta e forma do fruto, parece aproximar-se de *Grewia suffruticosa* K. Schum. (Sect. *Glomeratae* Burret) mas difere nìtidamente pelo indumento mais fino, fôlhas lanceoladas e pecíolos mais curtos.

Grewis cerocarpa EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

Frutex ad 3 m. altus, nonnunquam subscandens, ramulis tomentellis et stellato-puberulis demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo 7-11 mm. longo tomentello et stellato-puberulo, stipulis deciduis, lamina suborbiculare vel ovata apice breviter acuminata acuta vel obtusa, margine duplicato-serrata, basi plerumque cordata nonnunquam rotundata, 3.5-9.5 × 2.5-7.3 cm., omnino stellato--pubescenti. *Flores* (delapsi) plerumque oppositifolii 2-4--umbellati, pedunculo 2-6 mm. longo, demum incrassato pubescenti, pedicellis similibus 5-8 mm. longis. *Fructus* normaliter inciso-4-lobatus, 4-pyrenus, pyrenis 5-8 mm. diam. sparsissime stellato-pilosulis vel glabris epicarpio verisimiliter cerífero.

MOSSAMEDES: Vila Arriaga, alt. c. 900 m., arbusto subscandente de 3 m., fr. VI, *Exell & Mendonça* 2922 (BM tipo; Coi; Lis. JC).

Na ausência de flores, é difícil definir a afinidade desta espécie. As folhas fazem lembrar as de *G. villosa* Willd., mas as inflorescências parecem opostas às folhas e não aglomeradas.

Grewia Hierniana EXELL & MENDONÇA, sp. nov.

[*Grewia megalocarpa* (non Beauv.). — Mast. in Oliv., Fl. Trop. Afr. I: 245 (1868) pro parte quoad spec. angol.— Hiern, Cat. Afr. Pl. Welw. I: 94 (1896) pro parte quoad spec. Welw. 1374].

Grewia Newtonii Burret in Engl., Bot. Jahrb. XLV: 189 (1910) pro parte quad spec. Welw.— Exell in Journ. of Bot. LXV, Suppl. Polypet.: 45 (1927).

Frutex 1-2.5 m. altus, ramulis primo tomentosis mox stellato-pubescentibus demum glabrescentibus. *Folia* petiolata, petiolo 2-3 mm. longo primo tomentoso, lamina elliptica vel obovato-elliptica vel ovato-elliptica apice acuta nonnunquam paullo acuminata margine serrulata basi oblique rotundata trinervia, 1.5-5.5 × 0.7-3 cm., supra sparse stellato-puberula vel glabra subtus nonnunquam primo densiuscule stellato-pubescenti demum ad nervos sparse stellato-puberula, nervis secondariis 3-5 paris. *Flores* albidi oppositifolii 2-3-umbellati, pedunculo 2-5 mm. longo primo tomentoso demum glabrescenti. *Sepala* 14-15 × 2-2.5 mm. stellato-tomentella. *Petala* anguste elliptica, 5 × 1.5 mm. apicem versus glabra basin versus intus glandulifera dense pubescentia. *Androgynophorium* supra nodum breviter elongatum c. 1 mm. longum glabrum. *Staminium filamenta* 7 mm. longa. *Ovarium* tomentosum, stylo 6 mm. longo glabro.

BIÉ: rio Cubango, Vila da Ponte, *Gossweiler* 2240 (BM); 2940 (Coi); 3894 (BM; Coi; K; Lis. JC).

HUILA: Huila, *Antunes* 228 (BM; Coi); rio Caculovar, prox. de Humbe, alt. c. 1100 m., *Exell & Mendonça* 2691 (BM; Coi; Lis. JC; Lis. U); Quihita, *Gossweiler* 10902 (BM; Coi); Morro de Lopolo, *Welwitsch* 1374 (BM, tipo; Coi; K; Lis. U).

Esta espécie pertence à Sect. *Oppositiflorae* Burret e é próxima de *G. Newtonii* Burret da qual difere pelas folhas quási glabras no tempo da frutificação.

II

TWO NEW SPECIES OF COPAIFERA FROM ANGOLA

by

MILDRED A. EXELL

THE first of these two species I have named in memory of the late DR. CARRISSO to whom I shall always feel indebted for his unfailing courtesy and kindness and particularly for inviting me to accompany his Mission to Angola with my husband. Not only was the invitation so warmly given, but he did much to make it possible for me to go. The journey through Angola was a thrilling and highly interesting one and I remember with gratitude the man who spared himself no effort in organising the Mission in every detail and who died so tragically while the expedition was still in Angola.

These two species of *Copaifera* are especially interesting because it is very probable that they produce at least some of the Copal gum which is still found in the sandy soil of the littoral region of Luanda and Benguela and which has been exported in considerable quantities during the past.

Dr. Welwitsch (Journ. Linn. Soc. Bot. IX, 287, 1867) gives a full account of his search for the source of this Copal gum. He was never able to observe it actually being produced in the coastal districts. It was always dug up from the ground by natives, sometimes from a considerable depth.

Several species of *Copaifera* from the higher inland regions and from the south of Angola may also produce Copal but none has ever been recorded from the coastal districts of Luanda or Benguela. Welwitsch considered that the species producing it must have become extinct.

Mr. Gossweiler, Dr. Mendonça and my husband (A. W. Exell) saw large numbers of the species here described as *C. Carrissoana* at Bemba, near Luanda, where it often forms pure consociations. Formerly it may well have covered a much greater area and together with the second species *(C. Gossweileri)* is probably the origin of this Copal. The nearest ally of these two species, *C. Demeusei* Harms, is an important producer of Copal in the Belgian Congo.

Copaifera Carrissoana M. A. EXELL sp. nov.

Frutex vel arbuscula ad 6 m. alta, caulibus leviter pubescentibus. *Folia* bifoliolata, petiolo puberulo 12-18 mm, longo, foliolis chartaceis, oblique ovatis vel oblongo-ovatis. breviter acuminatis, basi obliquis, glabris et supra nitidis, adultis plerumque 8-10 cm. longis nonnunquam longioribus, 3.5-5 cm. latis. *Inflorescentia* paniculata 12-15 cm, longa, ramulis alternatis, gracilibus, sparse pubescentia, multiflora, in foliorum axillis disposita. *Flores* pedicellati, pedicellis 1.5-2 mm. longis pubescentibus, bracteolis 2 mox caducis extus pubescentibus, concavis, suborbicularibus 2-3 mm. in diam., breviter apiculatis. *Sepala* 4 imbricata, glanduloso-punctata, omnino pubescentia, 2 majora ± ovata. 6-7 mm. longa, 4-5 mm. lata subacuta, 2 minora lineari--oblonga, ± 6 mm. longa, 2-3 mm. lata. *Petala* 0. *Stamina* 10, antheris dorsifixis 3.5 mm. longis. *Ovarium* subglabrum rotundato-ovatum, stylo ± applanato valde contorto 6-7 mm. longo, stigmate terminali; ovulis 2 lineari-oblongis, oblique affixis. *Legumen* ovale, basi aequilaterale, oblique apiculatum, marginatum, glabrum, reticulato-nervosum, planum, vix coriaceum, ± 30 mm. longum, 23-25 mm. latum, semine immaturo.

LUANDA: Bemba, *Exell & Mendonça* 29 (Typus in Herb. Mus. Brit.; Herb. Conimbr.).

This species is allied to *C. Demeusei* Harms, of which there is a good figure in Veg. der Erde IX, Pflanzenw. Afr. III, 1: 438, f. 242 (1915) and in Notizbl. Bot. Gart. Berlin-

-Dahlem V: 175 (1910) where Dr. Harms writes about *C. Demeusei* and other species as Copal-producing trees. The new species differs chiefly in its larger flowers, with distinct pedicels, and its thinner, more membranous pod, which is fairly centrally attached. The leaflets also are generally smaller. It is a shrub or small tree of the dry littoral region, whereas *C. Demeusei* is a large tree of the wet forests of the Congo, Cameroons and Upper Ubangi region.

Copaifera Gossweileri M. A. EXELL, sp. nov.

Frutex vel arbusculus 3-5 m. altus, cau'ibus glabrescentibus. *Folia* bifoliolata, petiolo pubescenti vel subglabro 10-12 mm. longo, foliolis chartaceis, obliquis, oblique ovatis vel oblongo-ovatis, breviter acuminatis, glabris, supra nitidulis, 4-6 cm. longis, 2-2.5 cm. latis. *Inflorescentia* paniculata multiflora, plerumque ± 10 cm. longa, ramulis alternatis, gracilibus, puberulis, in foliorum axillis disposita. *Flores* subsessiles, bracteolis mox caducis, suborbicularibus, ± 1.5 mm. in diam., pubescentibus. *Sepala* 4, valde imbricata, pubescentia, glanduloso-punctata, 4-5 mm. longa, 2 majora ovata 4-5 mm. lata, 2 minora angustiora, 2.5-3.5 mm. lata. *Petala* 0. *Stamina* 10, antheris 3 mm. longis. *Ovarium* ± glabrum, oblique rotundatum, stylo ± 3 mm. longo; ovulis 2. *Legumen* ovale, oblique affixum, oblique apiculatum, anguste marginatum, planum, glabrum, reticulato-nervosum, coriaceum, 2,5-3 cm. longum, ± 2 cm. latum, semine 1 plano majusculo repletum.

LUANDA: Musseque, Km. 32 on railway line from Colombo, near R. Cuanza, alt. 120-130 m., *Gossweiler* 10611 (typus in Herb. Mus. Brit.; Herb. Conimbr.) native name «Mutange»; *Gossweiler* 10611 b. (Herb. Conimbr.)

CUANZA NORTE: Cambambe, Dondo, waterfall on R. Cuanza, alt. 80 m. *Gossweiler* 9252 a (Herb. Mus. Brit.); Catete, near R. Bengo and Cuanza, alt. 60 m., *Gossweiler* 9238 (Herb. Mus. Brit.) «Mutonsche».

BENGUELA: Anha, N'tenda, R. Cuvaco, *Gossweiler*

1705 (Herb. Mus. Brit.); «Mutei-anjamba» — «small tree ± 3 m., trunk very slender.»

This species is an ally of *C. Demeusei* Harms and of the foregoing. It differs from both in being generally smaller in most parts. It is easily distinguished from *C. Carrissoana* by its smaller, sessile flowers, shorter style and thicker pod which is quite obliquely attached. The inflorescence seems to be more slender than that of *C. Demeusei* and while that species is a large tree of wet forest regions in the Congo and further north this is a shrub or small tree of the dry coastal lowlands.

III

AFRICAN DIPTEROCARPS: AN HISTORICAL AND TAXONOMIC SURVEY OF THE GENUS *MONOTES* A. DC.

by

HELEN BANCROFT

ABOUT the middle of last century, the Portuguese Government became especially interested in the natural resources of its African Colony, Angola; and DR. FRIEDRICH WELWITSCH was accordingly subsidised to carry out investigations in that area. Between 1853 and 1861, in the course of his travels, he collected a large number of plant specimens; certain of these have since proved to be of very great interest from the phytogeographical point of view, for they provided the first evidences of the occurrence in Africa of a group hitherto known only from Asiatic representatives: namely, the *Dipterocarpaceae*.

WELWITSCH's African Dipterocarps were found growing on dry sandy or stony ground in the neighbourhood of Huila (15° 3' S. by 13° 34' E.); on the basis of flower-structure, they were referred by him to the genus *Vatica* L., with the specific epithet *africana*, and two varieties were recognised: α *denudans*, a shrubby and comparatively small-leaved form, with a small amount of indumentum over the veins, only, of the lower leaf-surface, and a glabrescent upper leaf-surface; and β *hypoleuca* — apparently the less common form — a small tree, having larger leaves with a close whitish covering of hairs over the whole of their lower surface, and a somewhat more sparsely tomentose upper surface. These were described and figured by WELWITSCH in his «Sertum Angolense», which appeared in 1869 (35), and duplicate sets of the specimens

themselves [1] ultimately became the property of the Portuguese Government, and of the British Museum.

Before WELWITSCH's own account of his plant collections appeared, however, Professor DANIEL OLIVER published the first volume of his «Flora of Tropical Africa» (29); in this work many of the descriptions were based upon WELWITSCH's specimens, including «*Vatica africana*». While accepting this particular reference, OLIVER pointed out that the new African *Vatica* differs from the Asiatic species of the genus in having an indefinite number of stamens, instead of fifteen; it is, however, similar to certain of them — those now often included in the «*Isauxis* Arn.» section of *Vatica* [2] — in having all five of the persistent sepals equally or sub-equally elongated in the fruit.

Important points indicated in the «Flora of Tropical Africa» are that the African Dipterocarps extend beyond Angola, and that they present a wider range of variation than was evident to their original discoverer. From the Highlands of the Batoka Country, an area north of the Zambesi River, in the southern part of what is now Northern Rhodesia, OLIVER described two further «varieties» of *Vatica africana*, namely: *glabra*, with glabrous leaves, both upper and lower surfaces being without indumentum; and *glomerata*, with closely fascicled inflorescences. These «varieties» were based upon specimens collected by Dr. John Kirk, in 1860, while with Livingstone's Zambesi Expedition; the specimens are now at Kew, and an examination of them has shown «var. *glabra*» to represent a distinct type, being referrable to the species *glaber*, as subsequently proposed by SPRAGUE (32), for a Southern

---

1. *Welwitsch* 1035 & 1036, respectively. *Welwitsch* 1077, also from Huila, is noted by Hiern (23) as being «intermediate between α and β». Several specimens bearing this number have been examined by the writer, at Kew and at the Berlin Herbarium, and found to be small-leaved examples of «α *denudans*», with rather more lower indumentum than is usual, but situated over the veins only, as in 1035, the type specimen; «*Welwitsch* 1077» in the Botanical Department at the University of Lisbon, however, is *M. angolensis* De Wild.

(For an historical account of the proceedings leading to a decision as to the ownership of WELWITSCH's specimens, see HIERN, 23, preface).

2. *Cf.* the works of BRANDIS and GILG (8), and of TORRE and HARMS (33).

Rhodesian specimen [1]; but it may also be noted in this connection that the original «*V. africana*» type occasionally possesses leaves which are almost or entirely glabrous on the lower as well as on the upper surface [2].

OLIVER's «var. *glomerata*», also, represents a very distinct form, which differs from «*V. africana*» in certain outstanding characters, notably in the compacted, sub-spicate and terminal, compound inflorescence. Reference will be made to this form later, as being of common occurrence in Northern Rhodesia and in the Katanga area of the Belgian Congo. Other than OLIVER's note in the «Flora of Tropical Africa», the only mention of this form as «variety *glomerata*» of which the writer is aware, is in Sir H. H. JOHNSTON's account of an African tour, for which MR. I. H. BURKILL compiled a list of plants occurring in British Central Africa, Nyasaland, and the British Territory north of the Zambesi; «*Vatica africana* Welw. var. *glomerata* Oliv.» was noted as being amongst the plants found in the Batoka Country during that tour (27). It should perhaps be pointed out here that there are one or two other forms of the general «*Vatica africana*» type occurring in the Northern Rhodesian area, in which the small axillary inflorescences tend to be somewhat glomerulate, owing to a shortening of the pedicels [3]; this is,

---

1. *Allen* 734 (K).

The abbreviations used in reference to the various herbaria consulted in the course of this work, are those given in «Conspectus Florae Angolensis» (10), namely:

BD = Botanisches Museum,, Berlin- Dahlem.
BM = British Museum, London.
Br = Jardin Botanique de l'État, Bruxelles.
Coi = Instituto Botanico, Coimbra.
K = Royal Botanic Gardens, Kew.
Lis. JC = Jardim Colonial, Lisbon.
Lis. U. = Jardim Botânico da Universidade, Lisbon.

In addition, IFI = Imperial Forestry Institute, University of Oxford; P = Muséum d'Histoire Naturelle, Paris; and U = Botaniska Museet, Uppsala.

2. This is the case in *Milne-Redhead* 576 and 938 (K), specimens respectively from the Solwezi and Mwinilunga Districts of Northern Rhodesia.

3. *Cf.* the form of the inflorescence in, for example, *Monotes dasyanthus* Gilg.

however, in some forms at least, a variable characteristic, and, with the evidence of Dr. Kirk's specimen at hand, although the material is not in good condition, there is no doubt that OLIVER's «variety *glomerata*» refers exclusively to the form with sub-spicate terminal inflorescences, and not to one or other of the forms with small axillary inflorescences like those of the original *Vatica africana*, but short-pedicelled and therefore more compacted.

«Variety *hypoleuca*» was apparently accepted by OLIVER in the same sense as it was originally applied by WELWITSCH, the outstanding characteristic of the plant having been considered to lie in the possession of a whitish indumentum completely covering the lower leaf-surface, occurring in the meshes of the reticulum, as well as on the veins; as further discoveries of related types have been made, however, this character has proved to be of frequent occurrence, and the descriptive epithet has become, in consequence, misleading. The variety has subsequently been definitely raised by GILG to the status of an independent species *(20)*; it may be remarked that WELWITSCH himself was inclined to believe that it might be specifically different from «α *denudans*», and that he actually referred to it, in one instance, as «*Vatica hypoleuca*» *(35,* p. 17*)*.

The remaining variety, *laxa*, quoted by OLIVER, seems to be synonymous with WELWITSCH's «α *denudans*». WELWITSCH's term, however, apparently had reference to the sparse indumentum of the lower leaf-surface, and was thus applied in contrast to the varietal epithet «*hypoleuca*»; and, in this connection, it should be noted that WELWITSCH evidently considered «*denudans*» to be the type of his new species, for he did not invariably use the varietal designation: in the explanation of his figures, for example, he referred to «*Vatica africana* α *denudans*» simply as «*Vatica africana*» *(35,* tab. 5; *cf.* GILG, 20*)*. OLIVER's term *laxa*, on the other hand, was presumably applied in contrast to «var. *glomerata*», and had reference to the loose few-flowered type of inflorescence characteristic of the original *Vatica africana*, that is to say, of «*Welwitsch* 1035». *V. africana* Welw., *V. africana* α *denudans* Welw. and *V. africana*

Welw. var. *laxa* Oliv. appear, therefore to be interchangeable terms, and to refer to the first African Dipterocarp discovered by WELWITSCH, in Angola; this plant, and examples of the same form, are now described without a varietal epithet.

In the same year — 1868 — as OLIVER's «Flora of Tropical Africa» appeared, DE CANDOLLE published an account of the *Dipterocarpaceae* in the «Prodromus» *(9)*. This author separated the species *africana* from others of the genus Vatica, primarily on account of the type and number of the stamens. These have small, ovate, equally-lobed anthers with short connectives, and fairly long, slender filaments, and are thus of a type not elsewhere represented in the *Dipterocarpaceae*; and, as previously noted by OLIVER, they are indefinite in number, the flowers being similar in this respect to those of *Shorea*, rather than to those of the Asiatic Vaticas. DE CANDOLLE further pointed out that a considerable and equal or sub-equal accrescence of the sepals in the fruit is not a condition typical of the genus *Vatica* as a whole *(cf.* p. 327), and it is of infrequent occurrence amongst other members of the *Dipterocarpaceae*; it is to be found, indeed, only in *Parashorea* Kurz, in which the stamens are fifteen in number, and in *Dryobalanops* Gaertn. f., where they are definitely in three series, the short filaments being joined in a fleshy ring *(cf.* BRANDIS and GILG, 8*)*. The combination of characters thus presented by «*Vatica africana*», led DE CANDOLLE to regard it as a new generic type, for which he suggested the name *Monotes*, thereby signifying that this form was the sole known representative of the *Dipterocarpaceae* occurring beyond the limits of Asia *(*9: see also GILG, 20*)*.

«*Monotes* A. DC» was adopted by HIERN in his catalogue of Welwitsch's plants published in 1896 *(23)*. It had also been accepted by certain other writers previous to HIERN — namely, by PIERRE *(*30: 1880-83*)*, by HEIM, in 1892 *(22)*, by BRANDIS and GILG, in 1894 *(8)*, and by BRANDIS *(*7: 1895) and GILG (18: 1895; see also 19) in independent works.

Originally, in 1869, WELWITSCH had described «*Vatica*

africana denudans» as «Frutex..... resinosus»; there being gum-sacs in the external tissues, and «diffuse» resin in the woody tissues of the stem, it is possible that WELWITSCH's note may have had reference to exudations from damaged or old parts of the plant, the excreted substance being confused with the oleo-resin characteristic of the true Dipterocarps. Until 1892, any further recognition of the discovery and status of *Monotes* A. DC., was made without detailed description of anatomical features; in this year, however, HEIM published his monograph of the *Dipterocarpaceae*, including an anatomical consideration of the limited amount of *Monotes* material available at the time. Leaf, flower, fruit and seed characters were investigated, and the gum-sacs of *Monotes* contrasted with the resin-canals of the Asiatic Dipterocarps. It was, however, largely the structure of the ovular integuments which led HEIM to question the inclusion of *Monotes* in the *Dipterocarpaceae*; although fully recognising its close relationship to the rest of the family, he concluded that on the whole it should be allied with the *Tiliaceae*, its characters being, according to his view, especially reminiscent of those of *Grewia*, a large tropical genus, occurring in Asia and Australia, as well as in Africa. It is interesting to note that PIERRE, in his «Flore Forestière de la Cochinchine», published between 1880 and 1885, had already suggested the inclusion of *Monotes* in the *Tiliaceae*, rather than in the *Dipterocarpaceae*.

In 1894, in the «Natürlichen Pflanzenfamilien», BRANDIS and GILG described *Monotes* as a genus doubtfully referrable to the *Dipterocarpaceae*; but while, following HEIM, they noted it as being distinguished from the true Dipterocarps in the possession of versatile anthers and a short androgynophore (a structure previously figured by PIERRE), and in the absence of resin-canals, they apparently did not think it advisable to ally it with the *Tiliaceae*, since at the time sufficient material for investigation was not available (8). It is noteworthy, however, that in his «Enumeration of the *Dipterocarpaceae*», published the next

year, BRANDIS omitted *Monotes* in his estimation of the number of species belonging to the family *(7)*.

*Monotes africanus (*Welw.*)* A. DC. remained the only recognised species of the genus until 1895, in which year GILG published a description of a new form, *M. adenophyllus* [1] (18); this was found on the dry «steppes» of the Central African Lake region, and in 1889 had been included by HOFFMAN, in his Flora of Central East Africa, as *Vatica africana* (24 . GILG separated it from the type species on account of the indumentum of simple hairs on the upper surface of the leaf *(*as well as over the veins of the lower surface*)*, a feature especially conspicuous in the young condition; the specific epithet was evidently suggested by the large gland, or extrafloral nectary, at the base of the leaf-lamina, for while a similar structure is present in WELWITSCH'S original specimen, and was noted by him, it is there much less conspicuous than in this new form, and was not mentioned in other early accounts of the type. It may be observed here that a gland at the base of the lamina has proved to be characteristic of the genus *Monotes* as a whole.

From 1895 to the present time, as Tropical Africa has been opened up, expeditions, both private and those sponsored by governments or institutions, particularly from Britain, Germany, Belgium, Portugal, Sweden and France, have provided the various European Herbaria with large numbers of specimens, obviously closely allied to the original *Monotes africanus* (Welw.) A. DC., but clearly, in many cases, specifically distinct from it. These specimens have been drawn chiefly from South Tropical Africa, the «*Monotes* belt» stretching across the continent, from west to east; the genus is represented fairly widely, but more sparsely, to the north of the Equator, in which latitudes it apparently does not extend in an easterly direction beyond the Central Sudan region.

In order to make clear the following survey of the

1. Bohm 31 A (BD).

further development of our knowledge of *Monotes* which has resulted from these expeditions, it should be stated here that the characters which seem to be of diagnostic importance in the genus are very largely leaf-characters, mature, but not old, leaves from normally grown shoots providing the standard of reference in each case. The *distribution of indumentum* over the leaf-surfaces seems to be a most significant feature in the genus: this point is, indeed, indicated by WELWITSCH's original distinction between his varieties *denudans* and *hypoleuca*, and by GILG's separation of *M. adenophyllus* from the type-species. An examination of young, as well as of more mature, material is of course essential, particularly so far as the upper leaf-surface is concerned, for the amount of indumentum is very dependent upon the age of the leaf, and in old examples its distribution may be obscured by reduction in amount; it should also be noted that amount of indumentum may be further dependent upon the position of individual leaves on the tree, and upon climatic and edaphic conditions, so that *of itself*, it is of no great value in considering the relationships of the various species. The *type of indumentum*, particularly of the upper leaf-surface, is of some importance, as are also the *length of petiole*, the *number of pairs of lateral veins*, and the *relation of the veins to the leaf-margin*. Leaf-size is so very variable within the species, and even in the same individual plant, that it is of only subsidiary importance in estimating relationships; the *general shape and proportions (length: breadth) of the lamina*, and especially, the *average shape of apex and base*, are, however, of value when the sample of material is sufficiently large. In the case of herbarium material, colour of the leaf-surface and of the indumentum is a character which should be used only with caution, and after the examination of material from different sources; for not infrequently, the original colour of the leaf is much altered by the conditions under which the specimen is dried and by the solution which is used for poisoning.

With regard to other than leaf-characters, the inflo-

rescences are almost uniform in type and arrangement throughout the genus, being, in general, small panicles borne in the axils of ordinary foliage leaves; in two forms, however, they are large and compound, many very small panicles, each in the axil of a much reduced leaf, being arranged in terminal and sub-spicate groups. The flowers vary somewhat in size, but are constant in general structure, and also in detail, except in one small group of species, where the stamens are without the small triangular connective described and figured by WELWITSCH for the type species of the genus; and, while the fruits of the different species are more variable in size than the flowers, individuals of the same species often showing a considerable range in this respect, and also in the shape of the accrescent sepals, their general structure is constant throughout, and it is only rarely that a fruit-character is of especial value in diagnosis.

In 1897, PIERRE described as «*M. glandulosa*» a large-leaved Angolan form [1], very similar to GILG's *M. adenophyllus* in the possession of simple hairs on the upper leaf-surface and over the veins only of the lower surface (31); as also in *M. adenophyllus*, resin-containing glandular hairs occur amongst the simple hairs, particularly on the veins of the lower surface, while, besides these points of similarity, PIERRE's specimen sufficiently resembles *M. adenophyllus* to indicate that the two species belong at least to the same form-group or type, an indication which is supported by the occurrence, subsequently realised, of «connecting links» between them, both morphologically and geographically. The early discovery of these two similar forms from widely-separated areas is a point of interest from the taxonomic point of view, for had there existed a better means of co-ordination and interchange of scientific material and results, the possibility of their very close connection might earlier have been realised, and a check imposed, at the outset, on the multiplication of «species» which has taken place to an unne-

1. *Pierre* 4/97 (P).

cessary extent in the genus *Monotes*, as in many other cases.

In 1899, as a result of the acquisition by the Berlin Botanical Museum of new material from various parts of tropical Africa, GILG published an account of *Monotes*, by that time known, he claimed, from the characters of seven species. It should, however, be noted that this computation excluded PIERRE's *M. glandulosus*, but included «*Monotes acuminatus*», an Angolan form [1] which GILG had described in 1896, as being especially distinguished by its acuminate leaves, but which R. E. FRIES has subsequently (in 1914) shown to be of another generic type [2]. It was in this paper that «*Vatica africana* β *hypoleuca* Welw.» was definitely raised to species-status as *Monotes hypoleucus* (Welw.) Gilg; while the remaining five species enumerated were *M. africanus* (Welw.) A. DC. and *M. adenophyllus* Gilg (the type specimens and origins of which have already been noted), together with the new forms *M. caloneurus* Gilg, from Angola [3], and *M. magnificus* Gilg [4] and *M. rufotomentosus* Gilg [5], both from the Uhehe Plateau, in what is now the southern part of Tanganyika Territory, to the N. E. of Lake Nyasa. *M. caloneurus* and *M. magnificus* are similar to one another (and to *M. hypoleucus)* in the possession of a «general» [6] indumentum on the lower leaf-surface; this is

1. *Buchner* 525 (BD).

2. *Marquesia* Gilg (GILG, 19; R. E. FRIES, 16).

3. *Buchner* 159 & 524 (BD). In his original diagnosis of *M. caloneurus*, GILG also mentioned *Schweinfurth* 2678 & 4262 (BD), from Central Africa; these are undoubtedly *caloneurus*-like in aspect, but they agree more closely with *M. Kerstingii*, a West African form later described by GILG. The Berlin specimens of these numbers have been transferred to *M. Kerstingii* by MILDBRAED, who found the same species in the Kameroons (28), and the Kew material has been renamed by HUTCHINSON and DALZIEL *(cf.* 26).

[N. B. In the references to specimens illustrative of species, all those mentioned in the original diagnoses are given, the actual *type specimen* (or *specimens*, as in the case of certain of GILG's diagnoses) being noted *first*].

4. *Goetze* 680 (BD).

5. *Goetze* 501 & 683 (BD).

6. i. e., covering the whole surface, occurring in the meshes of the vein-reticulum, as well as on the veins themselves.

quite persistent in *M. magnificus*, but generally disappears more or less completely from the midrib and stronger parts of the lateral veins in mature leaves of *M. caloneurus*. They also possess an upper indumentum, which, in *M. caloneurus*, tends to disapper, leaving the leaf-surface glabrous at maturity. *M. caloneurus* is further characterised by the regular nature of its lateral venation, and *M. magnificus* by its especially large leaves. Two specimens are associated in the diagnosis of *M. rufotomentosus*, which was considered to be nearly related to *M. africanus;* these two specimens are certainly similar, but not identical, in character, as GILG's account seems to imply, and reference will be made to their status in the more detailed taxonomic section of this paper.

Perhaps the main interest of GILG's 1899 account of *Monotes* lies in his discussion of the relationships of the genus; this discussion was summarised by the present writer in 1933-35 to the following effect (2, p. 509):—

In accordance with his arguments as set out in a previous paper on the dangers of holding too rigidly to the anatomical method in systematic speculations (17), GILG criticised HEIM's separation of *Monotes* from the *Dipterocarpaceae* as being based too much upon purely anatomical evidence which, when divorced from a consideration of the type and structure of the reproductive organs, is likely to be misleading; he therefore proceeded, from an examination of his new material, to enquire whether there were any additional data to be gained from it, particularly so far as the structure of the flower, fruit and seed was concerned, which would indicate the desirability, either of separating *Monotes* from the *Dipterocarpaceae*, or of including it in the *Tiliaceae*. He concluded that the genus is certainly distinct from the other Dipterocarps in its stamen-type. It also differs in the absence of resin-ducts; but since there are various families — such as the *Pinaceae* and *Leguminosae*[1] — wich include members

1. The *Leguminosae* are, of course, typically non-resin-producing; but certain types, notably *Copaifera* and *Daniellia*, possess resin-ducts in the older parts of the plants; and, following WETWITSCH's description — «Frutex... resino-

both with and without resin-ducts in the wood, GILG did not consider this point to constitute a cogent argument against the inclusion of *Monotes* in the *Dipterocarpaceae*; from a concensus of various reproductive characters, indeed, he concluded that its original reference to that family by WELWITSCH and OLIVER was fully justified. GILG suggested that *Monotes* represents a branch, or sub-family, of *Dipterocarpaceae* — the *Monotoideae* — which diverged from the main stock — the *Dipterocarpoideae* — at an early age; while in the latter, a typically Indo-Malayan group, the development of schizogenous resin-canals has become a marked, though variable, feature, this line of structural evolution has not been followed in the former, a purely African group, although, it is true, secretory *cavities* are present, and these may, under certain circumstances, become elongated in a canal-like manner. A difference between the two groups lies in the nature of the secretion product occurring in the cavities — a gum in the *Monotoideae* and an oleo-resin in the *Dipterocarpoideae (cf.* CLOVER 11); but since resin also occurs in the *Monotoideae*, although in diffuse form, this difference can hardly be regarded as of fundamental nature.

In 1933, the present writer, after examination of a considerable amount of Monotoid material, including wood-samples, was in agreement with GILG concerning the systematic position of the group; but the tentative suggestion was also made that in view of what appeared at the time to be its very definite and circumscribed nature, it might ultimately be desirable to raise it to the status of a separate family, when the evidence of all characters had been completely reviewed and discussed (3). Between 1933 and the present time, however, further study of the *Monotoideae* has made such a separation appear to be entirely unnecessary, and indeed undesirable, for it would obscure

---

sous» — GILG concluded that the same might hold for *Monotes* also. The present writer has examined available specimens of *Monotes* timbers, and has, as yet, found no canals, even in old wood. There is, however, much diffuse resin, and this is often abundant locally, and may show as dark flecks or streaks on the cut surface of the wood.

the fact that the group is not only closely related to the *Dipterocarpoideae*, but that it is more closely related to that group than to any other. Moreover, cl se examination of an Angolan specimen originally referred to «*Monotes africana*» and variously re-named at intervals [1], has indicated that the *Monotoideae* may be much less circumscribed and definite a group than originally appeared to be the case, and that the existence of connecting links between it and the *Dipterocarpoideae* may indeed occur (*cf.* 10, p. 143). At the present time, therefore, GILG's suggestion may be maintained, namely, that *Monotes* is the type of a sub-family, the *Monotoideae*, in certain respects distinct from, but closely related to, the *Dipterocarpoideae*, the more typical group of the *Dipterocarpaceae*.

Further additions to the Berlin Museum between 1899 and 1907 provided five new species of *Monotes*, according to GILG's determinations, and further extended the known distribution-area of the genus (21). The new species are as follow:

M. dasyanthus Gilg [2], from the Kunene-Zambesi area, in Angola (*cf.* BAUM in 34). This form was considered by GILG to be related to *M. hypoleucus*, but to be distinct in its broadly ovate, weakly cordate leaves, with more indumentum on the lower surface than in that species, and in its thick, spherical inflorescence. Actually, *M. dasyanthus* is very distinct from *M. hypoleucus*, but not especially in those points which GILG selected for contrast; in its distribution and type, rather than amount, of indumentum, its tendency to acuminate leaf-form, its dense (though small and axillary) inflorescences, and in the possession of stamens without a connective, *M. dasyanthus* is a member of a species-group to which OLIVER's «*Vatica africana* var. *glomerata*» also belongs (*cf.* pp. 328 & 329, of this paper).

M. Kerstingii Gilg [3], from Upper Guinea, West Africa.

---

1. *Gossweiler* 2247 (BM).
2. *Baum* 888 (BD; also BM, Coi, & K).
3. *Kersting* 11, 121 & 209 (BD).

The specimens upon which this species is based are similar to certain specimens from Central Africa, which GILG had previously included under *M. caloneurus*, and which have now, by later investigators, been transferred to *M. Kerstingii* [1]. GILG himself apparently did not realise the similarity between his new species and *M. caloneurus*, for he claimed that *M. Kerstingii* is nearest related to *M. hypoleucus*, an opinion which seems to have been based largely upon the presence of a dense whitish indumentum on the lower surface of its leaves. Actually, *M. Kerstingii* is extremely similar to *M. caloneurus*, so far as both leaves and inflorescences are concerned, but its elliptical leaf-laminae are shorter in proportion to their breadth than in typical examples of *M. caloneurus*, and — a very characteristic feature — they are curved to a greater or less extent, the upper surface being convex; in both species, the upper surface of young leaves bears simple, tufted and glandular hairs, but tends to be glabrous in the mature condition; there is, however, in both, a varying amount of residual indumentum, particularly of the glandular resinous type in *M. Kerstingii*. It is a point of interest that GILG's original reference of SCHWEINFURTH's Central African specimens to *M. caloneurus* should confirm the present writer's view that *M. caloneurus* and *M. Kerstingii* belong to same form-group, and represent geographical varieties of a single fundamental type, rather than distinct «Linnæan» species; there are, indeed «border-line» specimens which it is difficult to refer definitely to one or other of GILG's species [2].

M. Engleri Gilg [3], from Umtali, Mashonaland (Southern Rhodesia). This species was placed by its author near to *M. caloneurus*, and, so far as the type and main distribution of indumentum on the leaf-surfaces, and the tendency to glabrescence of the upper surface of old leaves are concerned, *M. Engleri* certainly seems to be a small-

1. *Schweinfurth* 2678 & 4272 (BD, K).
2. e. g., *Chevalier* 6706 (K), from Central Africa («Chari oriental»).
3. *Engler* 3159 (BD).

-leaved form of the *M. caloneurus* circle of affinity; it is, however, quite distinct from *M. caloneurus* and *M. Kerstingii* in petiole-length and in number of lateral veins.

M. elegans Gilg [1], from Tabora, in the Central African Lake region (now Tanganyika Territory). GILG placed this species, also, near to *M. caloneurus*, but rightly regarded it as distinct. *M. elegans* is indeed similar to the members of the «*caloneurus* alliance» in the character of its venation (the lateral veins running very close to the leaf-margin), and in the tendency to glabrescence of the upper surface of old leaves; it is also similar to these forms, and especially to *M. Engleri*, in the type and distribution of the indumentum of the lower leaf-surface; but, in the possession of a typically velvety indumentum of (principally) short-branched stellate hairs covering the upper surface of the younger leaves, *M. elegans* is nearer to *M. hypoleucus* than to the members of the *caloneurus* alliance, and may easily be confused with that species, since lateral vein-number and petiole-length are similar in the two forms [2]; there are, however, cases in which the upper indumentum approaches the more shaggy type to be found on young leaves of members of the *caloneurus* alliance, and which it is difficult to refer readily to any

---

1. *Holtz* 1474 (BD).

2. It should be noted that in the survey of the Angolan species of *Monotes* for the «Conspectus Florae Angolensis» (10, pp. 135 & 140), the present writer associated *Gossweiler* 1804 (Coi, K, Lis. JC), *Gossweiler* 2934 (BM, Coi, K), *Gossweiler* 3943 (BM, K, Lis. JC), and *Lynes* s. n. (BM) with *M. hypoleucus*, on account of the general similarity of upper indumentum, lateral vein-number and petiole-length. None of these forms, however, exactly agrees with *M. hypoleucus* in the relation of the lateral veins to the leaf-margin; they are more similar to *M. caloneurus* in the fact that the veins run very close to the margin before tapering and anastomosing; *Gossweiler* 2934 had previously, indeed, been definitely referred to that species. After a detailed examination of a large number of specimens, it appears to the writer that the *Gossweiler* numbers are more similar to the type of *M. elegans*, while *Lynes* s. n., with its rather more shaggy upper indumentum and sparse covering of the main veins on the lower leaf-surface, approaches *M. caloneurus*. (It should be noted that one of the various sheets bearing the number *Welwitsch* 1036 (Lis. U) shows two small branches of the *M. elegans* type).

one of the species *caloneurus*, *Engleri* or *elegans* [1]. From an examination of a considerable number of specimens drawn from the whole of the known distribution-area of *Monotes*, there can be little doubt that *M. caloneurus* and *M. Engleri*, together with *M. Kerstingii*, form a closely related group, which is also allied to *M. hypoleucus* through *M. elegans*.

M. Wangenheimianus Gilg [2], from Nyasaland. This species was considered by GILG to be near *M. magnificus*, and the two forms certainly are similar in the size and shape of the leaves, and in the possession of small extra-floral nectaries in the axils of the lateral veins in addition to the much larger gland at the base of the leaf-lamina. Actually, however, *M. Wangenheimianus* has more in common with GILG's *M. adenophyllus* and PIERRE's *M. glandulosus* so far as distribution of indumentum on the lower leaf-surface is concerned, for while in *M. magnificus* the indumentum covers the entire surface, in *M. adenophyllus*, *M. glandulosus* and *M. Wangenheimianus*, the indumentum occurs outstandingly on the veins, the meshes of the reticulum being glabrous, or practically so.

In 1909, SPRAGUE described *M. glaber* [3], from the valley of the Hanyani River, in Southern Rhodesia (32); the author suggested that this type is allied to *M. africanus*, from which it differs in the facts that its leaves are glabrous on both surfaces, that the lateral veins are not strongly marked on the upper surface, and that the reticulum of veinlets is not conspicuous. The possibility of identity between OLIVER's «*Vatica africana* var. *glabra*» and *M. glaber* was noted by SPRAGUE, although Kirk's specimen upon which OLIVER's variety was based, was taken from a much smaller, shrubbier plant than *Allen* 734, with longer leaves, having a more distinct reticulum of veinlets. As

1. e. g., *Adamson*, s. n. (IFI), from the Tabora District, Tanganyika; *Nutt* s. n. (K), from Kambole, S. W. of Lake Tanganyika; *Stevenson* 235 & 236 (IFI), from N. Rhodesia; cf. also the case of *Lynes* s. n. refered to in footnote 2 of p. 340.

2. *von Wangenheim* 41 (BD).

3. *Allen* 734 (K).

noted above (p. 327), there is no doubt that Kirk's specimen is of the same type as *M. glaber;* several similar examples have now been listed from Northern Rhodesia and Tropical Bechuanaland [1], and while from these areas the leaves tend to be somewhat longer and to have a more distinct venation, as in Kirk's specimen, in essential characters they are in agreement with those of the Southern Rhodesian forms.

In 1914, R. E. FRIES described *Monotes discolor* [2], a species from North-eastern Rhodesia (15); this form is distinct in aspect from any other hitherto described, the upper leaf-surface having a yellowish-green colour and a somewhat resinous and very finely roughened appearance, due to the presence of a large number of minute rounded resin-glands; short simple hairs and a few branched examples also occur, but these tend to disappear in old leaves. *M. discolor* was considered by its author to be nearest *M. hypoleucus,* to which species it is undoubtedly related; but it also recalls *M. caloneurus* in the possession of large leaves with a high number of regularly and rather closely placed lateral veins, which, however, join the midrib at a somewhat characteristically wide angle in *M. discolor,* while a further distinguishing feature of the new species lies in the often markedly cordate nature of the leaf-base. It may be noted that *M. discolor* is similar to the members of the «*caloneurus* alliance», to *M. elegans,* and also to *M. hypoleucus* in the possession of a close indumentum entirely covering the lower leaf-surface.

Between 1900 and 1927, discoveries in the Katanga district of the Belgian Congo have shown that individuals of *Monotes* spp. are abundant in that region; they are, indeed, amongst the most common trees occurring on the wooded upland plains, or savannahs (see 12 & 13). DE WILDEMAN has added several new specific designations to the literature on the *Monotoideae* (36-41), although, in

1. e. g., *Burtt Davy* 17865, *Martin* 787 (IFI), from N. Rhodesia; and *O. B. Miller* 143 (IFI), from Tropical Bechuanaland.

2. *R. E. Fries* 1175 (U, BD).

some cases, the evidence was inadequate, as indeed DE WILDEMAN himself realised.

The Katanga forms of *Monotes* are as follow:—

M. katangensis de Wild. This species was originally listed as *Vatica katangensis* by DE WILDEMAN in 1903, from specimens collected by VERDICK in 1900; it was described as *Monotes katangensis* in 1913, and a full account of it was given in 1927 from the evidence of material contributed by various collectors from 1912 onwards [1]. It is evidently a very common and variable form, occurring particularly in the neighbourhood of Elisabethville, and all states of development of flowers, fruits and foliage are represented in the herbarium at Bruxelles [2].

DE WILDEMAN did not suggest for it any especial affinity with other forms of *Monotes;* the specimens included under this species are, however, of great interest, for they agree in leaf-form and structure, in inflorescence-type, and in the absence of a triangular stamen-connective, with Dr. Kirk's specimen from the neighbouring Rhodesian area, OLIVER's «*Vatica africana* var. *glomerata*», which must undoubtedly be included under *M. katangensis.* The relationship between Kirk's specimen and *M. dasyanthus* has already been noted; it thus appears that *M. dasyanthus*

---

1. *Homblé* 326 and *Verdick* 486, 548; also *Bequaert* 360, *Thomas* 1214, 1230, 1275, *Delevoy* 101, 906, 929, etc. (Br). See DE WILDEMAN, 36, p. 92; 38, p. 111; 40, p. 134; and, for the full account of *M. katangensis*, 41, pp. 176-179.

2. HOMBLÉ, in the case of his specimen 326, has noted that the calyces of the young fruits are red, giving a very ornamental aspect to the tree; later the fruit-wings lose their red tinge, becoming brown at maturity. The majority of specimens of *M. katangensis* seen by the writer have been in the young fruiting condition, with small, rather velvety, apiculate ovaries and short wings (up to 2.5 cm. in length) of very varyng breadth.

According to DE WILDEMAN, adult fruits have an ovary of about 1.1 or 1.2 cm. in diameter, while the calyx-lobes are from 4.0 to 4.5 cm. in length and 1.5 to 2.3 cm. in breadth; mature fruits of this size have been examined by the writer in the case of Homblé's specimens.

The size of the whole fruit and, particularly the breadth of the wings, are very variable in *Monotes* as a whole, both within the species, and from an individual plant; and in *M. katangensis*, the occurrence of rather surprisingly large fruits in some cases may possibly be due to the complete development of only a limited number of those originally «set» from the large and dense inflorescense.

and *M. katangensis* form a small group somewhat apart from, but nevertheless closely related to, the other species of *Monotes* so far described. A point of interest in *M. katangensis* to which attention may be drawn here, is the tendency to the formation of extrafloral nectaries on the upper surface of the leaves, in the axils of the lateral veins.

M. Homblei De Wild. [1]. This species was described in 1915 (39, p. 55), the considerable range in size of the «orbicular-ovate to obovato-orbicular» leaves, and the variable length of the petioles being especially noted. DE WILDEMAN believed his new species to be near to *M. hypoleucus* and *M. magnificus;* the suggestion of affinity to the latter species is especially cogent, because the larger leaves of *M. Homblei* are certainly very similar to those of *M. magnificus* in shape, size and distribution of indumentum; *M. Homblei* seems, however, to be distinct from *M. magnificus* in the type of indumentum of the upper leaf-surface, for while that of the latter species bears stiff, simple hairs, that of the new species is more «velvety», having less bristly simple hairs, with a proportion of tufted hairs amongst them; in this respect, *M. Homblei* shows a condition intermediate between that of *M magnificus* and that of *M. hypoleucus. M. Homblei* also differs from *M. magnificus* in apparently lacking any tendency to the formation of subsidiary glands in the vein-axils on the upper leaf-surface, such glands having been noted in *M. magnificus.*

M. Delevoyi De Wild. [2]. The leaf-characters of this type closely ally it with *M. adenophyllus* Gilg, and, more particularly, with *M. glandulosus* Pierre and *M. Wangenheimianus* Gilg; it differs from these forms, essentially, only in the *amount* of indumentum of the leaf-surfaces, this being typically very sparse in *M. Delevoyi.* DE WILDEMAN noted the similarity between *M. Delevoyi* and *M. Wangenheimianus,* and also compared his new species with M. *Homblei,* from which, however, it differs not only in amount, but also, and more significantly, in type and dis-

1. *Homblé,* 1177 (Br).
2. *Delevoy* 524 (Br.); see DE WILDEMAN, 41, pp. 171, 172.

tribution of indumentum; on the other hand, the leaves of the two species are very similar in shape and general aspect.

M. kapiriensis De Wild [1]. DE WILDEMAN only provisionally suggested this specific designation for the specimens collected by Homblé and Delevoy, having no knowledge of the flowers: he believed the specimens to be at least very near to *M. discolor* R. E. Fries, if not of the same specific type; while he also allied them with *M. magnificus* and *M. Homblei.* In the recently-published «Conspectus Florae Angolensis», the present writer treated *M. kapiriensis* as a species distinct from *M. discolor;* but a comparison of the two diagnoses given in the synoptical account of the Angolan species of *Monotes* (10, p. 136), reveals what now appear to be only non-essential differences, and in the light of evidence from a considerable amount of new material, and of material not available to DE WILDEMAN, there seems to be little doubt that «*M. kapiriensis*» and *M. discolor* are conspecific; their leaf-characters coincide, and the fruits of Homblé's specimen, although somewhat variable, are large and similar to those of the type-specimen of *M. discolor,* while there are also indications that the inflorescence of «*M. kapiriensis*» was of the same rather dense, short-pedicelled type as in *M. discolor.*

M. Thomasi. De Wild. [2], a species based upon one specimen consisting of leaves and a single fruit, and named provisionally, but recognised as being near to *M. magnificus.* The specimen certainly suggests that species at sight, and on close examination, it is found to agree with it in detail of leaf-characters, while the large fruit, also, is similar to those of *M. magnificus.* DE WILDMAN also compared «*M. Thomasi*» with *M. Wangenheimianus,* so far as leaf-size is concerned, using the *colour* of the indumentum of the lower leaf-surface as a differentiating character; «*M. Thomasi*», however, differs from *M. Wangenheimianus* in having its lower leaf-surface entirely covered with

1. *Homblé* 1228, *Delevoy* 111 (Br); see 41, pp. 175-177.
2. *Thomas* 1250 (Br); see 41, pp. 182-3.

indumentum, as in *M. magnificus*, in which species it should undoubtedly be included.

M. Verdicki De Wild.[1], a species based upon one flowering specimen, the fruits being unknown. It was compared by its author especially with *M. Homblei*, in the type--specimen of which, however, the inflorescence is shorter. But there is considerable variation in inflorescence-length within the species of *Monotes*, and it does not seem necessary to separate Verdick's specimen from *M. Homblei* on this character alone; the open flowers of the two forms are similar in size, and the leaf-characters are essentially identical; «*M. Verdicki*» may, in fact, be considered simply as a small-leaved specimen of *M. Homblei* which, it has already been noted, shows a considerable range of variation with regard to leaf-size.

In his collected account of the genus *Monotes*, given in 1927 (41), DE WILDMAN dercribed two further new species, *M. angolensis* and *M. Gossweileri*.

M. angolensis De Wild. was based primarily upon Angolan material, with which its author associated two rather doubtful specimens from the Belgian Congo [2]. DE WILDMAN was inclined to ally this species with «*M. Verdicki*», and further to compare it with *M. katangensis*; his views with regard to the possible relationships of *M. angolensis* must, however, have been the outcome of an incomplete examination of his material, and a more cogent suggestion was made in a note to *M. hypoleucus* (41, p. 175), indicating that he recognised the similarity of type which exists between *M. hypoleucus* and *M. angolensis*: *M. angolensis* has, in fact, the essential characters of a small-leaved *M. hypoleucus*. It may be conveniently noted here that in «Conspectus Florae Angolensis», the two forms were treated separately, although closely associated (10, p. 135); the actual reason for separate treatment in

1. *Verdick* 374 (Br); noted as «*Vatica africana* var. *hypoleuca*» and as «*M. hypoleucus*», originally (40); described as a new species in 1927 (41, pp. 183-185).

2. *Gossweiler* 2910 & 2893, from Angola; *Delevoy* 502 & 523, from the Belgian Congo (Br); see 41, pp, 168-170.

this work was based upon what now appears to be a misconception concerning the content of *M. hypoleucus*, certain forms having been associated with the original WELWITSCH specimen, which are now, on account of the type and extent of lateral venation, considered to be of the *M. elegans* type, in which the lateral veins practically reach the margin of the lamina, whereas in the original *M. hypoleucus* and *M. angolensis*, they anastomose some little distance from the margin (see footnote 2, p. 340). Actually, the writer has not seen any specimen exactly «matching» the original *M. hypoleucus*; the only differences between it and *M. angolensis*, however, lie in the size of the leaves — a relatively unimportant point in *Monotes*, within certain limits — and in the *average* colour of the indumentum of the lower leaf-surface. The dusky colour of the lower leaf-surface in *M. angolensis* at first appeared to be somewhat characteristic, as compared with the greyish-white of *Welwitsch* 1036; but detailed examination of a number of specimens of *M. angolensis* has revealed the fact that the colour is very variable, being apparently dependent upon the number of resin-containing glandular hairs mixed with the ordinary type of simple hair. The question therefore arises whether *M. angolensis* represents the same species as *M. hypoleucus*; the writer is now inclined to believe that it does, and moreover, that *M. angolensis* represents the more normal state for the species, so far as leaf-size is concerned, the size and texture of the leaves in *Welwitsch* 1036 indicating a vegetatively-vigorous and quickly-grown condition; or at least it may be suggested that *M. angolensis* is a small-leaved, possibly ecological, variety of the same fundamental type as *M. hypoleucus*. It is an interesting point that if the specimens of Gossweiler and Lynes are, as they undoubtedly should be, excluded from *M. hypoleucus* as originally defined from *Welwitsch* 1036 (see footnote 2, p. 340), and the doubtful Delevoy specimens excluded from *M. angolensis*, the two forms are found to be confined to a restricted Angolan area, occupying the higher land of the adjacent provinces of Huila, Bié and Benguela. Until more material, with com-

prehensive field-notes, is available, it is, of course desirable to maintain the two specific designations; so that, at the moment, *M. hypoleucus*, as originally described by WELWITSCH, appears to be represented only by several specimens of the same number, *Welwitsch* 1036. It may be noted that the inflorescences of the two forms, *M. hypoleucus* and *M. angolensis*, are of the same few-flowered paniculate type.

M. Gossweileri De Wild. [1], apparently an exclusively Angolan form, very distinct in habit, being, according to notes attached to the original specimens, a low shrub, with stems spreading in a caespitose manner. DE WILDEMAN allied this form to GILG's «*Monotes acuminatus*», with little justification, for, as pointed out above, this latter species is of another generic type, while *M. Gossweileri*, although so distinct in habit, is certainly a *Monotes*, having the typical axillary inflorescence and stamens with the small triangular connective, characteristic of by far the larger section of the genus. *M. Gossweileri* is very close to *M. Homblei* in type and distribution (although not necessarily in amount) of indumentum on upper and lower surfaces on the leaves, but it is quite distinct from that species in its very short petioles, and smaller number of lateral veins, associated with much smaller leaves, which are of variable shape, particularly so far as the apex is concerned; the not infrequent tendency to acuminate form of the latter is certainly somewhat reminiscent of «*Monotes acuminatus*», and may account for DE WILDEMAN's suggestion of affinity between the two types [2].

In 1931, as a result of GENERAL SMUTS' (1930) botanical expedition to Rhodesia, DR. J. HUTCHINSON gave a list of species of *Monotes* from that area, principally from the Northern Province (25). Six new species were proposed,

1. *Gossweiler* 3904 (Br; also BM, Coi, K, Lisb. JC); see 41, pp. 173-4.

2. DE WILDEMAN further added to his list of «new *Monotes* spp.» two forms which need not be considered here, namely: — «*M. Gilleti*», which is undoubtedly the same species as GILG's original «*M. acuminatus*», transferred, as noted above, to another generic type, *Marquesia* (see p. 335; *cf.* also 4); and «*M. Sapini*», also a *Marquesia* (3, pp. 723 *et seq.*).

four of them being considered as entirely new discoveries; these are as follow: —

M. cordatus Hutch. [1]. The material upon which this species is based suggests, at sight, a mature condition of *M. discolor;* and a detailed comparison of the original and subsequently-named specimens of «*M. cordatus*» with material included under M. *discolor* (and also originally under «*M. kapiriensis*») has indicated that HUTCHINSON's new species is old, fruiting material of the same specific type, the leaves having become glabrous and lost their «resiny roughness» as the glandular hairs have dried out. The fruits of «*M. cordatus*» also agree in general type with those of *M. discolor.*

M. lukuluensis Hutch. [2]. In this case, again, the essential characters of the leaves and fruits suggest that the material under consideration is an old specimen of the general *M. discolor* type, the leaf-bases being somewhat less cordate than is typically, although by no means invariably, the case in that species; the upper leaf-surface still has a rather granular, resiny appearance in «*M. lukuluensis*». It thus appears that R. E. FRIES' original *M. discolor* represents a variable and widely-ranging type, which includes not only *M. kapiriensis* De Wild., but also *M. cordatus* and *M. lukuluensis,* as defined by HUTCHINSON.

M. oblongifolius Hutch. [3]. The type specimen in this case also consists of mature leaves and fruits: the characters suggest an alliance with *M. angolensis,* from which, however, the specimen differs in the facts that its lateral veins run somewhat nearer to the leaf-margin than in that species, and that its upper leaf-surface is almost glabrous, with remains, only, of simple and stellate hairs and resinous glandular hairs; in this point it is reminiscent of the *discolor* group. The aspect of the lower leaf-surface is especially similar to that of *M. angolensis.* It is impossible, at the moment, to determine whether this form does indeed

1. *Hutchinson and Gillett* 3703 (K); *Milne-Redhead* 598 (K); and *Stevenson* 64 & 142 (K, IFI).

2. *Hutchinson and Gillett* 3741 (K, Br).

3. *Hutchinson and Gillett* 3765 (K, Br).

represent a distinct species, or whether it is a hybrid segregate, one of the parental forms being *M. angolensis.*

M. obliquinervis Hutch. [1]. This species does not appear, at first sight, to be sufficiently different from the numerous and varying forms included under *M. katangensis* to warrant the suggestion of a new specific epithet. The outstanding characteristic of the leaves is the straight and oblique course of the closely-placed and strongly-marked lateral veins; not infrequently, however, the venation has a similar aspect in what appear to be otherwise very typical specimens of *M. katangensis.* The leaves are poorly-preserved, but they are of the same general shape as those of *M. katangensis,* particularly so far as the apex is concerned; there is the same tendency, as in that species, to the formation of subsidiary glands in the axils of the lateral veins; while the indumentum of the upper surface is of the same type, and disappears in the same manner, leaving the surface dotted with the rather enlarged bases of the hairs; moreover, the rounded, softly-pubescent twigs, the form of the inflorescence, and the apparently immature fruits, with their somewhat cone-shaped, apiculate ovaries and reddish wings, are all of the general *M. katangensis* type. The lower leaf-surface of the Rhodesian specimen is entirely covered by an indumentum similar to that of *M. katangensis,* but much more sparse; this condition may, however, occur in otherwise quite typical specimens of *M. katangensis,* also from Rhodesia [2]. A significant feature of *M. obliquinervis* is the occurrence of a certain number of stamens with a very small triangular connective amongst those of the ordinary *katangensis* form, which are without such a connective; a similar occurrence has been noted in another Rhodesian specimen, which, moreover, possesses lateral venation reminiscent of that of *M. obliquinervis,* but in association with a dense lower indumen-

---

1. *Hutchinson and Gillett* 3963 (K, Br).

2. *Cf. Pole Evans* 3045 (2) (K); see also *Gamwell* 160 (BM), in which the *meshes* of the vein-reticulum of the lower leaf-surface are almost free from indumentum.

tum [1]. The combination of characters in these specimens of *general katangensis type* suggests their hybrid origin — a suggestion which seems to be confirmed by examination of a very significant specimen from the Katanga [2]. This specimen is near to *M. africanus* in the characters of its twigs and leaf-surfaces, and in petiole-length, while the leaf-shape (particularly as regards the apex), and the type of venation indicate some relationship to *M. katangensis*. The fruits accompanying the leaves and twigs of this specimen are detached, there being no indication of inflorescence-type; the fruits themselves give no especial clue with regard to affinities, except that the wings are of the same reddish tinge as in young fruits of *M. katangensis*, and this feature of itself is of little value, for a red tinge occurs in the fruit-wings of various forms. Since the fruits are too mature to yield remains of the staminal whorls, it is impossible to say whether the stamens of this specimen were with or without connectives, or whether both forms occurred, as in *M. obliquinervis*. The leaf-characters of Quarré's Katanga specimen, however, undoubtedly suggest a combination of those of *M. africanus* and *M. katangensis;* and it may be that HUTCHINSON's «*M. obliquinervis*» and the various aberrant forms which have been considered as «near to *M. katangensis*», but showing a lack of exact conformity to that species in such a way as to suggest modification by another species, rather than simple variation, represent a plexus of hybrid segregates, only slightly modified, in these particular instances, by the characters of the second form, which may be, according to the indications provided by Quarré's specimen, *M. africanus;* if further evidence proves this to be the case, it will, of course, be necessary to prefix the hybrid sign to the specific name *M. obliquinervis*. In support of this suggestion of hybridity between the two species, it should be observed that *M. africanus*, in its regional forms, and

---

1. *Pole Evans* 4868 (28) (*K*).
2. *Quarré* 1773 (Br).

M. katangensis each occur, both in the Katanga and in Northern Rhodesia [1].

The two remaining new species of *Monotes* in HUTCHISON's Rhodesian list are as follow:

M. glandulosissimus Hutch., based primarily upon a specimen collected during the 1930 expedition, reference being also made to certain specimens collected by Dr. Burtt Davy in Northern Rhodesia, during a Central African tour in 1929 [2]. It does not seem possible to distinguish specifically between these specimens and Kirk's original Rhodesian discovery, « *Vatica africana* Welw. var. *glomerata* Oliv.», which should, as noted above (p. 343), be included in DE WILDMAN's species *M. katangensis*. HUTCHINSON's suggested designation for the later-collected Rhodesian material thus seems to be unnecessary; for in the form of the inflorescence, in the structure of the stamens, and in essential leaf-characters, the specimens from the Katanga and from Rhodesia undoubtedly represent the same specific type.

M. tomentellus Hutch. et Milne-Redhead. The type of this species is a specimen from Southern Rhodesia, collected by Teague in 1915, and in the first instance, referred tentatively to *M. Engleri* Gilg. So far as the present writer is able to determine from a comparison with the origin al . *Engleri*, and an examination of a considerable amount of material of the same type, at varying stages of maturity, *M. Engleri* is the correct reference for Teague's specimen, and the species *M. tomentellus* is superfluous. As previously noted (p. 340), *M. Engleri* seems to be a small-leaved, but quite distinct,

---

1. *M. africanus:* from the Katanga, *cf. Ritschard* 1561 (Br); from N. Rhodesia, cf. *Duff* 71/33 (IFI). *M. katangensis:* from the Katanga, cf. *Quarré* 369 (Br); from N. Rhodesia, cf. *Duff* 402/32 (IFI).

(N. B. No specific epithet is as yet suggested for *Quarré* 1773; and since the stamen-type is not known, it is not possible to refer to it in the key which summarises this account of the genus *Monotes).*

2. *Hutchinson and Gillett* 3595 (K); and *Burtt Davy* 20950 and 20857 (K). It may be noted that Burtt Davy also collected similar material in the Belgian Congo, in 1919 [17857 (K)].

member of the *M. caloneurus* circle of affinity, which, as a whole, is closely connected with *M. hypoleucus*; it is, therefore, of interest to find that certain specimens collected by Swynnerton, and listed by BAKER as «*M. hypoleucus*», are actually of the *M. Engleri* type, and are, indeed, included under «*M. tomentellus*» by HUTCHINSON and MILNE-REDHEAD in the original diagnosis of their proposed species. A further point of interest in connection with Swynnerton's specimens is that they were collected between 1905 and 1908, from a locality in Southern Rhodesia not very far distant from the locality which in 1905 yielded the original *M. Engleri* [1].

In a survey of John Gossweiler's plants from Angola, made in 1932 as a preliminary study for a work on the flora of that area, EXELL (14) described two further forms of *Monotes*, namely:

M. loandensis EXELL [2]. This species is clearly of the *caloneurus* alliance, but is quite distinct in aspect, with its smaller, narrower leaves, frequently somewhat spathulate in shape, its shorter petioles and smaller number of lateral veins; moreover, the midrib and bases of the lateral veins on the lower leaf-surface are much more markedly glabrous than in *M. caloneurus*.

li. Hutchinsonianus Exell [3]. This species is closely allied to the group of forms which includes *M. adenophyllus*, *M. glandulosus*, *M. Wangenheimianus* and *M. Delevoyi;* it differs from them, and approaches *M. Homblei* and *M. Gossweileri*, in the presence of occasional stellate hairs in the meshes of the vein-reticulum of the lower surface of the leaf; more material is however required to elucidate the significance of this approach to two species otherwise

---

1. The specimens associated under «*M. tomentellus*» by HUTCHINSON and MILNE-REDHEAD are: *Teague* 431 (K), from the Umtali area; *Eyles* 4555 and 4646 (K), from the neighbourhood of Salisbury, S. Rhodesia; and *Swynnerton* 157 and 1314 (K, B M), from the Buzi district (cf. BAKER, 1). The original *M. Engleri* (*Engler* 3159), like *Teague* 431, came from the Umtali area, a little to the north of the Buzi highlands.

2. *Gossweiler* 9492 (Coi, BM, Lis. JC).

3. *Gossweiler* 9581 (Coi. BM, Lis. JC); see also *Gossweiler* 1440 (BM).

distinct, and on this account it seems advisable to maintain, at least for the time being, EXELL's specific designation for these Angolan specimens, although their similarity is aspect and structure to *M. glandulosus* and *M. Delevoyi* is very marked.

In the course of a study of the genus *Monotes* as represented in Angola, the present writer has recently added four new types to the list; these may be outlined as follows: —

M. Dawei Bancroft [1]. This is clearly a member of the *caloneurus* alliance, although at first sight it appeared to be quite distinct from *M. caloneurus* itself in the narrow form of the leaves, and in the possession of a distinct indumentum on the mature upper leaf-surface. Actually, however, after examination of a considerable amount of material, *M. Dawei* proves to be the least distinct member of the *caloneurus* group of forms; and it now seems likely that it represents a somewhat extreme, narrow-leaved form of *M. caloneurus* itself, with more remains of upper indumentum on the mature leaves than is usual; certainly there are «border-line» specimens which it is difficult to refer definitely to *M. caloneurus* or *M. Dawei.* It would be, perhaps, advisable to distinguish this form as «*M. caloneurus* forma *Dawei*» rather than to give it the status of a distinct species; or, at any rate, if «*Dawei*» is retained as a specific designation, it should be fully recognised that the «specific differences» between *M. caloneurus* and *M. Dawei* are not of the same magnitude as those between *M. caloneurus* and *M. Engleri,* also of this same group of allied forms.

M. Pearsonii Bancroft [2]. This species is plainly allied to *M. discolor* as indicated by the type and distribution of the indumentum of the upper and lower leaf-surfaces. It is, however, distinct in leaf-size and proportions, and its fruits are especially characteristic, with their long, narrow and pointed, accrescent, sepals, which are rather markedly

1. *Dawe* 324 (fl.) (K); *Baum* 925 (fr.) (K, BM, BD, Coi). See 54 and 10.
2. *Pearson* 2649 (K). See 5 and 10.

unguiculate at the base, and said to be of a bright scarlet colour in the fresh condition.

M. Noldeae Bancroft[1]. This again appears to be a distinct form, although combining to some extent the characters of *M. africanus* and *M. angolensis*, in such a way as to suggest its origin by hybridity of those two species. The general aspect of *M. Noldeae* is also similar, at first sight, to that of *M. Engleri* of the *caloneurus* alliance, but it is distinct from *M. Engleri*, and nearer to *M. loandensis* of the same alliance, in that the midrib and lateral veins are practically glabrous on the lower leaf-surface. Much more material is necessary to prove the correctness or otherwise of the suggestion with regard to the hybrid origin of *M. Noldeae*.

M. rubriglans Bancroft[2]. This form is known only from a single specimen, and appears to be a somewhat small-leaved type of the *M. glandulosus* form-group, distinct in the red colour of its extrafloral nectary.

Amongst a number of *Monotes* specimens collected in Northern Rhodesia, Nyasaland and Tanganyika Territory and recently sent to Kew by the late Mr. B. D. Burtt, no actual new types have been descovered, but distribution-areas of previously known species have been extended, and the collection is of considerable value in that it provides certain «connecting links» for distributions otherwise somewhat difficult to explain; this is especially illustrated in the case of *Monotes Engleri* and the nearly-related «*M. rufotomentosus*».

The most recent collection of *Monotes* examined by the present writer is that made by the late Dr. L. W. CARRISSO and his colleagues in Angola during the 1937 expedition (14 a). Besides adding new area records and contributing some interesting variations of known species, this collection contains two distinct new forms, namely: —

1. *I. Nolde* 202 (BD); also *Gossweiler* 9520 (Coi, Lisb. JC, BD, BM). See 6 and 10.

2. *Bonnefoux et Villain* 57 (P). See 10, pp. 133 & 138.

M. Carrissoanus Bancroft [1]. This species falls within the «*Monotes discolor* group» of forms, agreeing with them in type and distribution of indumentum; in general leaf--shape it is similar to *M. oblongifolius* of this group. In the relation of the lateral veins to the leaf-margin, it is more similar to *M. angolensis* than to *Moblongifolius;* it is, however, outstanding and different from either of these two species in the considerable irregularity of the tertiary venation, in the possession of markedly long petioles, slender infructescences, and slender-winged, crimson to red-brown fruits.

M. xasenguensis Bancroft [2]. This is clearly allied to *M. glaber* Sprague, from which it differs in the possession of longer petioles and more numerous lateral veins, and in the more or less heart-shaped outline of the leaf-gland.

From the foregoing chronological survey of the genus *Monotes,* it will be seen that, to date, thirty-six species have been proposed. Of the thirty-six specific epithets, seven are here considered as synonyms, namely:

M. kapiriensis De Wild.
M. cordatus Hutch.
M. lukuluensis Hutch. = *M. discolor* R. E. Fr.
M. glandulosissimus Hutch. = *M. katangensis* De Wild.
M. tomentellus Hutch. et Milne-Redhead = *M. Engleri* Gilg.
M. Thomasi De Wild. = *M. magnificus* Gilg.
M. Verdicki De Wild. = *M. Homblei* De Wild.

1. *Exell and Mendonça* 1788 (BM, Coi); also *Gossweiler* 11,311 (BM, Coi).

Monotes Carrissoanus Bancroft, sp. nov., cum speciebus sectionis *M. discoloris* proprietate et distributione indumenti foliorum congruens, sed nervis tertii ordinis irregularibus, nervis lateralibus utrinque 10-13 (plerumque 11-12) cum nervis subsidiariis brevis crebris, et petiolis longis (saepissime 2.2—2.6 cm. longis) differt.

(Full diagnoses of this and the following species hawe now appeared in the Journal of Botany, 1939).

2. *Gossweiler* 11,755 (BM, Coi).

Monotes xasenguensis Bancroft, sp. nov., affinis *M. glabro* Sprague, sed petiolis longioribus, nervis lateralibus pluribus, et glandula foliorum plus minusve cordata differt.

With regard to the remaining twenty-nine species, a consideration of the taxonomic notes appended to the chronological list will indicate that there are, within the genus *Monotes*, eight types, or main lines of development, which may be defined as follows: —

1. The KATANGENSIS type, distinct from all other groups of *Monotes* species in the possession of stamens *without* a triangular prolongation of the connective. The leaves possess an upper indumentum outstandingly, at least, of rather coarse simple hairs, which, in *M. katangensis* De Wild. itself, disappear more or less completely at maturity; a «general» lower indumentum; and a varyingly acuminate, acute, or apiculate form of the apex. Associated with *M. katangensis* is *M. dasyanthus* Gilg, which may be distinguished by its broader leaves, more persistent upper indumentum, and small, though dense, axillary inflorescences; the new Angolan material however, presents specimens which appear to be intermediate between typical specimens of these two species. Reference must be made under this heading to *M. obliquinervis* Hutch., of which the majority of the leaf, inflorescence and fruit characters ally it with *M. katangensis*; the occurrence of stamens of mixed type, both without and with a prolonged connective, and the sparse, though general, nature of the indumentum of the lower leaf-surface, however, suggest the origin of *M. obliquinervis* by hybridity between *M. katangensis* and a member of the more typical form-groups of the genus, possibly *M. africanus*.

The other seven lines of development are characterised by the prolongation of the stamen-connective as a triangular appendage; as a whole, they are represented by closely-allied species, the distinctions between which are often very ill-defined.

2. The GLABER type, in which both leaf-surfaces are glabrous, and the lateral veins taper and anastomose conspicuously short of the leaf-margin. This type is represented by two species, *M. glaber* Sprague and *M. xasenguensis* Bancroft. Much material of the former species is available,

and this shows considerable variation in leaf-size and shape; the variations in leaf-size are, however, independent of the more restricted variations in petiole-length and lateral vein-number.

3. The AFRICANUS type, in which the upper leaf--surface is glabrous, while indumentum occurs only on the veins of the lower surface; the lateral veins run close to the leaf-margin. *M. africanus* (Welw.) A. DC. appears to be the only species representing this type, but it has various regional forms, differing in leaf-size and in proportions of length to breadth of the lamina; the *amount* of lower indumentum may also be variable — a glabrous form, recalling *M. glaber*, has indeed been recorded; but all forms agree in petiole-length and in lateral vein-number, both of which show only a small range of variation, which, again, is independent of variations in the size of the lamina.

4. The GLANDULOSUS type, represented by six very closely-allied forms, *M. glandulosus* Pierre, *M. Delevoyi* De Wild., *M. Hutchinsonianus* Exell, *M. Wangenheimianus* Gilg, *M. adenophyllus* Gilg and *M. rubriglans* Bancroft. These forms are similar in the possession of leaves characterised by the following points: — The upper leaf--surface bears an indumentum of, at least predominantly, simple hairs, amongst which occur a varying number of glandular, resiniferous hairs; the indumentum as a whole is variable in amount and tends to disappear as the leaf matures. The lower indumentum is of the same type and composition as that of the upper leaf-surface, and also is variable in amount in different specimens, and in different states of development, of the same species; it occurs typically over the veins only, so that the meshes of the reticulum are generally glabrous (*cf.* the AFRICANUS type), although occasional *isolated* stellate hairs may occur, as in the type specimen of *M. Hutchinsonianus;* the epidermis of the meshes is, however, always plainly visible. The lateral veins of all these species run close to the leaf-margins before anastomosing. The leaves within the group vary greatly in size, although they are, on the whole, large; *M. rubriglans* has the smallest leaves, while those of

M. Wangenheimianus are very large, but it should, of course, be remembered that these two forms are known from the type specimens only. The shape of the leaves also varies, from somewhat oblong and «straight-sided» in *M. glandulosus* (also a single-specimen form [1]) to broadly-elliptical, obovate, or sub-orbicular in *M. Wangenheimianus;* the leaf-base is typically rounded to sub-cordate; and there ts a tendency — manifested particularly in *M. Delevoyi* and *M. Wangenheimianus* — to the formation of subsidiary leaf-glands in the axils of the lateral veins. So far as can be determined, inflorescence, flower and fruit structures are uniform in the group; the inflorescences are apparently exclusively axillary, as in all known species of *Monotes,* except *M. katangensis* and *M. obliquinervis,* and are of the more lax, few-flowered type.

It is very debatable how far these six forms should be considered as separate species; it may be that they are only geographical or ecological forms or varieties of a single species. For the moment, however, since there is comparatively little material, and since, moreover, it has been collected in more or less isolated localities, it is convenient to keep them separate for purposes of reference, but it should be remembered that the «specific difference» between, for example, *M. glandulosus* and *M. Delevoyi,* is very far from being of the same order as that between *M. africanus* and *M. hypoleucus,* and even these, it may be recalled, were originally considered by WELWITSCH and by OLIVER to be varieties of a single form. For the moment then, and for convenience of reference, these six closely-related forms, constituting a group characterised by the features outlined above, may be distinguished as follws:— *M. glandulosus,* an Angolan form, with leaves somewhat oblong in shape; *M. adenophyllus* (Tanganyika), a form having a conspicuous upper indumentum, even in fairly mature leaves, and being further characterised by a fringed and somewhat undulating leaf-margin; *M. Wangenhei-*

1. An Angolan specimen collected by Admiral Lynes in 1927 (BM) approaches *M. glandulosus* in leaf-characters, the outstanding difference consisting in the shape of the lamina-base, this being somewhat cuneate, as in *M. loandensis*,

mianus (Tanganyika), with very large, broadly-ovate to sub-orbicular leaves, and a distinct tendency to the formation of subsidiary leaf-glands; *M. Delevoyi* (characteristically from the Katanga, but similar specimens have also been recorded from Tanganyika and Northern Rhodesia [1]), with leaves of very variable size, but generally smaller than those of *M. Wangenheimianus*, broadly-elliptical to sub-cordate in outline, having occasional subsidiary leaf--glands, typically rather thin-textured, with a very sparse upper and lower indumentum, the latter almost invariably quite absent from the meshes of the vein-reticulum; *M. Hutchinsonianus* (Angola and Katanga), with broadly--elliptical leaves, very similar in appearance to those of *M. Delevoyi*, but characterised especially by the occurrence of isolated, but not infrequent, stellate hairs in the meshes of the vein-reticulum on the lower leaf-surface; and *M. rubriglans* (also from Angola), with comparatively small leaves, practically glabrous mature leaf-surfaces, except for the presence of glandular resiniferous hairs, and distinct in the possession of a small, flat, red-coloured leaf-gland.

The differences between *M. glandulosus, M. Wangenheimianus* and *M. Delevoyi*, especially, seem to be more in degree than in kind, and since, of the three specific epithets, *glandulosus* has priority, this whole group of six closely-related forms may be conveniently referred to as the «*glandulosus* group», or as representing the «GLANDULOSUS type» of development.

5. The CALONEURUS type. This line of development is represented by an alliance of similar forms, in which the lateral veins run close to the leaf-margin, and which agree in the possession of a typically somewhat shaggy indumentum on the upper surface of the young leaves, and in the occurrence of a fine, close indumentum in the meshes of the vein-reticulum of the lower leaf-surface. The upper indumentum disappears at maturity, to a greater or less extent, tending to leave the surface glabrous, especially in *M. caloneurus* Gilg, *M. loandensis* Exell and *M. Engleri*

1. e. g., *Wigg* 395 (IFI) and *B. D. Burtt* 5924 (K and IFI), respectively.

Gilg; in *M. Kerstingii* Gilg there are more often remains of indumentum, while in *M. Dawei* Bancroft, a readily-detectable residuum of shaggy hairs appears to constitute the normal condition in mature leaves.

The lower indumentum completely covers the leaf-surface, even at maturity, in *M. Kerstingii* and *M. Engleri;* in *M. caloneurus, M. loandensis* and *M. Dawei,* however, the midrib and at least the thicker, basal portions of the lateral veins are more or less glabrous at maturity, although the finer veins and the meshes of the reticulum are completely covered by the indumentum.

As having very distinct affinities with the members of the «*caloneurus alliance*», *M. elegans* Gilg must be considered here. This is a widely-ranging species, or rather group of forms, to be found in the typical *Monotes* habitats. i. e., in open forest or savannah woodland, on acid soils, from Angola through Northern Rhodesia to Tanganyika. The Angolan forms of *M. elegans* are very similar to *M. hypoleucus,* and so, indeed, is the type specimen from Tanganyika; these typical examples apparently differ essentially from *M. hypoleucus* only in the character of the lateral venation, which has a closer relation to the leaf-mar in than in that species (see footnote 2, p. 340). In this respect, *M. elegans* is more similar to *M. caloneurus*; actually, some of the more easterly forms of *M. elegans* are extremely difficult to separate from *M. caloneurus,* since they approach the latter in the possession of a somewhat more shaggy upper indumentum than is typical for *M. elegans* [1]. This species thus seems to include a number of variable forms, intermediate between *M. caloneurus* and *M. hypoleucus;* whether its apparently intermediate nature, and its variability, are due to an original hybridisation between those species, or whether external conditions emphasize its close relationship, sometimes to one, sometimes to the other, species, it is at the moment impossible to say definitely; on the grounds of

1. *Cf.,* for example, *Nutt* s. n. (K), from Kambole, S. W. of L. Tanganyika.

the known distribution of *M. caloneurus* and *M. hypoleucus*, the suggestion with regard to hybridity certainly seems unlikely. In connection witht he origin and relationship of this, and other, forms, however, a very significant fact with regard to the occurrence and habitat of many of the specimens submitted for identification must be taken into consideration: namely, that considerable areas of open forest and savannah woodland, in the more colonised districts, for example in Tanganyika and Northern Rhodesia, have been at some time under cultivation. The method of preparing the land for agricultural purposes appears to have been by cutting down the woody material, burning it over as it lay upon the ground, and digging in the ash; the stumps of shrubs and trees remained in the ground, and when the land passed out of cultivation, the woody plants asserted themselves once more by sending up coppice-shoots. It must be remembered that the leaf-characters of such shoots are often much modified [1], and that without a thorough knowledge of the country and its agricultural history, it is impossible to pronounce upon the affinites of this coppice material; the herbarium systematist is entirely dependent upon workers in the field for *full* information concerning both habit and habitat of the specimens sent for identification. The type specimen of *M. elegans*, which is similar to the Angolan specimens in its approach to *M. hypoleucus*, came from the Tabora District of Tanganyika, having been collected by Holtz in 1904; much of this area, according to the account of Forest Officers, has now been burnt over and cultivated in the manner indicated above, and it is an interesting and significant fact that it is the later-collected Tabora material, like that sent by Adamson (s. n.), which is a-typical, or variable, in aspect.

Also connected with the «*caloneurus* alliance», in this case through *M. Engleri*, is *M. rufotomentosus* Gilg. It will be remembered that the diagnosis of this species was

1. *Cf.* the practical impossibitity of identifying the European Elms from coppice material.

based upon two specimens from the Uhehe Highlands in Tanganyika, *Goetze* 501 and 683. These are superficially similar, but they differ in certain respects: namely, the inflorescences of 683 are somewhat shorter than those of 501; the upper leaf-surfaces of 683 are practically glabrous and similar to those of *M. africanus*, while those of 501 have scattered remains of hairs and a good many short, round-headed resiniferous hairs; the lower leaf-surfaces of 683 have a very fine reticulum, and generally much more tomentum than in 501, including a number of very fine stellate hairs in the meshes of the vein-reticulum. It should be noted that, with the exception of the latter point, the presence of stellate hairs in 683 and their absence in 501, the differences between the two specimens are more in degree than in kind, and might conceivably have been due to somewhat different growth-conditions. There being a good deal of material of these two specimens in the different herbaria, it was possible to compare the petiole-length and the number of lateral veins, and to show that in these points, also, there are slight differences which contribute to a certain difference in aspect of the specimens as a whole; the petioles are distinctly shorter in 501 than in 683, and the number of lateral veins is smaller; in these respects, 501 approaches *M. africanus*, while 683 is more similar to *M. Engleri*.

Other specimens from Tanganyika, Nyasaland and Northern Rhodesia subsequently referred to *M. rufotomentosus* by Gilg and other investigators show a wide range of variation in detail, some of them very nearly approaching *M. africanus* in leaf and inflorescence characters, and others showing a marked similarity to *M. Engleri*. It is possible, of course, that *M. rufotomentosus* may be a plexus of variable forms produced as a result of former cultivation operations, as described under consideration of the case of *M. elegans*, and the approach to the characters of *M. africanus* or *M. Engleri* may be apparent only, and incidental, rather than an indication of origin; but it has been possible to examine so comprehensive a series of forms ranging between *M. africanus* and *M. Engleri* in

aspect and in details of structure, that the suggestion of hybridity is, in the case of *M. rufotomentosus*, at least not unreasonable. The approach to the characters of *M. africanus* and *M. Engleri* is easily accounted for if the idea of hybridity is valid, since *M. africanus*, although typically Angolan, extends, in its various forms, through Northern Rhodesia as far eastwards as Nyasaland and Tanganyika; while *M. Engleri*, although most frequent in Southern Rhodeisa, also appears to extend into Tanganyika (Uhehe Plateau) and Nyasaland, as well as into Northern Rhodesia (Abercorn District) [1]. It may be noted that in the specimens from Tanganyika and Nyasaland, the *amount* of indumentum on the lower leaf-surface is somewhat less than in the type of *M. Engleri*, although it is distinctly more than in *Goetze* 683, one of GILG's original forms of *M. rufotomentosus*, and the general aspect of the specimens is thus immediately reminiscent of *M. Engleri*. It is at least evident that *M. rufotomentosus* is not a «species» with definite limits, even when normal variation is allowed for; it must be regarded rather as a range of forms, the extent and type of the range indicating its not improbable origin by hybridity.

In connection with the «*M. rufotomentosus* plexus», it may be noted that certain specimens from Southern Rhodesia seem, at first sight, to be of this general type; a closer examination, however, reveals an apparent combination of the characters of *M. Engleri* with those of *M. glaber*; hybridisation in this case might readily be accounted for by the occurrence of the two species in close proximity [2].

A form of which the general aspect has a certain similarity to that of members of the *caloneurus* alliance, especially to *M. Engleri* and *M. loandensis*, is *M. Noldeae*

1. *St. Clair Thompson* 461 (K) (Tanganyika); *B. D. Burtt* 5925 (K, IFI) (Nyasaland); *B. D. Burtt* 5921 (K, IFI) (Northern Rhodesia).

2. Such apparent hybrids are *Kelly-Edwards* s. n. (IFI), a specimen from near Salisbury, in which area both *M. Engleri* and *M. glaber* occur, and *Munro* 1684 & 1750 (BM), from Victoria, from which locality *M. Engleri* has been recorded, while *M. glaber* occurs in the neighbouring Selukwe area.

Bancroft (see p. 355); a consideration of the type and distribution of indumentum in the leaves of this species for the purpose of construction of an identification-key, would, at any rate, place it under the CALONEURUS type. From a detailed analysis of its leaf-characters, however, it seems not unlikely that the similarity to *M. Engleri*, for instance, may be a matter of superficial aspect only, for *M. Noldeae* certainly combines the characters of *M. africanus* and *M. angolensis* in such a way as to suggest its probable origin by hybridity of these two species. The distribution of *M. Noldeae*, however, as at present known, does not support this suggestion.

6. The HYPOLEUCUS type. This type includes *M. hypoleucus* (Welw.) Gilg and *M. angolensis* De Wild., the very close relationship between which has been discussed on p. 347; the main leaf-characters of the type are the close, general indumentum of the lower surface, the persistent «velvety» indumentum of stellate or branched hairs on the upper surface, and the anastomosis of the lateral veins at some distance from the leaf-margin. This type, as indicated above, is closely connected with the CALONEURUS type by *M. elegans*.

7. DISCOLOR type. This is represented by *M. discolor* R. E. Fr., *M. Pearsonii* Bancroft and *M. Carrissoanus* Bancroft. These possess a general indumentum similar to that of *M. hypoleucus* on the lower leaf-surface, and an upper indumentum characterised by the presence of many glandular hairs, the other hairs — simple, stellate or tufted — being sparse; the upper leaf-surface, indeed, tends to become more or less glabrous, and, in *M. discolor* itself, even somewhat shining, at maturity. In *M. discolor*, the lateral veins run close to the leaf-margin before anastomosing, as in the CALONEURUS type, while in *M. Carrissoanus* they anastomose some distance from the leaf--margin, as in the HYPOLEUCUS type; in *M. Pearsonii*, the «lateral vein: leaf-margin relationship» is intermediate between that in .*M Carrissoanus* and in *M. discolor*. *M. oblongifolius* may be included under this type, its leaf-surfaces being very similar to those of *M. discolor*,

and the relation of lateral veins to leaf-margin being as in *M. Pearsonii*. The origin and status of *M. oblongifolius* is, however, somewhat difficult to assess; in leaf-size, petiole-length and lateral vein-number it is very reminiscent of *M. angolensis*, from which it differs in the almost glabrous upper surface of mature leaves and in the somewhat nearer appoach of the lateral veins to the leaf--margin; its characters certainly provide connecting links between the HYPOLEUCUS type, as represented by *M. angolensis*, and the DISCOLOR type, as represented by *M. discolor* itself.

8. The HOMBLEI type, represented by three quite distinct species, *M. magnificus* Gilg, *M. Homblei* De Wild. and *M. Gossweileri* De Wild. These all agree in the possession of a general indumentum on the lower leaf-surface, and an upper indumentum which is more or less persistent, even at maturity. In *M. magnificus*, the upper indumentum is of stiff simple hairs; in the other two species, while simple hairs seem to predominate, these are less harsh, and there is a proportion of tufted hairs amongst them; in *M. Homblei* especially, the upper leaf--surface has a somewhat velvety texture approaching that of the leaves of *M. hypoleucus*. In all three species, the length of the leaf-lamina is typically less than twice its breadth, being broadly elliptical to sub-orbicular in shape; in *M. Gossweileri*, the leaves are small, and in *M. magnificus*, very large, while those of *M. Homblei* are variable in size, sometimes reaching the dimensions of those of *M. magnificus*; the smallest leaves in *M. Homblei* are however, considerably larger than those of *M. Gossweileri*. The three species form a somewhat loose alliance or series, which is conveniently referred to as representing the «HOMBLEI type» within the genus since *M. Homblei* seems structurally to constitute the middle term of the series; it is especially the characters of *M. Homblei*, moreover, which indicate, on the one hand, an affinity with *M. hypoleucus*, thus forming a link between the HOMBLEI and HYPOLEUCUS types; and on the other hand, so far as leaf-form, size and venation are concerned, with

M. Delevoyi, thus connecting the HOMBLEI and GLANDULOSUS types.

In the course of listing the sheets of *Monotes* specimens from the various herbaria, certain suggested, but unpublished, specific epithets have been noted, attached to specimens not at first sight readily referrable to authenticated species. The specimens bearing these suggested names have been carefully examined and compared with a range of similar specimens in each case, and it has not been found necessary to regard any of them as representing new species; they are, however, of considerable interest, and since they illustrate the difficulties presented by the taxonomy of the genus, they may be briefly listed and discussed as follows: —

Kassner 2406 & 2605: «*M. Gilgii* Engler» [1].
Stevenson 247/31: «*M. Stevensonii* Burtt Davy» [2].
Robyns 1954: «*M. pwetoensis* Robyns» [3].
Gomes Sousa 1324: «*M. nyasensis* Hutchinson» [4].

The specimens of Kassner, Stevenson and Robyns are all of the GLANDULOSUS type (see pp. 358-360). The small distinctions between the representatives of this type being recognised, *Kassner* 2406 *(«M. Gilgii»)* is referrable to *M. Delevoyi; Kassner* 2605 (also *«M. Gilgii»)* is comparable with *M. Hutchinsonianus*, having an occasional stellate hair in the meshes of the vein-reticulum: otherwise it is quite similar to *Kassner* 2406; *Stevenson* 247/31 *(«M. Stevensonii»)* is referrable to *M. Delevoyi* on all points, except that there is more indumentum than is typical in that form, both on the upper, and on the veins of the lower, leaf-surfaces, and the upper indumentum is somewhat more «shaggy» than is usual in the whole GLANDULOSUS group — it approaches, in fact, in this respect, the

1. From the Belgian Congo; (BD, BM).
2. From Northern Rhodesia; (IFI, K).
3. From the Belgian Congo; (Br, IFI).
4. From Nyasaland; (K).

condition found in *M. Kerstingii* of the CALONEURUS type, or in *M. Homblei; Robyns* 1954 *(«M. pwetoensis»)* has the general aspect of *M. Delevoyi*, but there is a very occasional hair in the meshes of the vein-reticulum, so that, in this feature, Robyns' specimen is more comparable with *M. Hutchinsonianus.*

The extension of the *Hutchinsonianus* form of the GLANDULOSUS type beyond the limits of Angola [1] into the Belgian Congo, the type-area for *M. Delevoyi*, and the occurrence of such specimens as *Robyns* 1954, in which the examination of a large amount of material reveals only a very small number of stellate hairs, render it increasingly difficult to regard *M. Hutchinsonianus* as specifically distinct from *M. Delevoyi* — or *M. glandulosus*, should *Delevoyi* ultimately be included in *glandulosus;* in the «Conspectus Florae Angolensis», it was pointed out that *Hutchinsonianus* and *Delevoyi* might prove to be conspecific, but in accordance with the views expressed on p. 359 of the present contribution, the separate names are here retained for convenience of reference. The occurrence of occasional stellate hairs on the lower leaf-surface in the *Hutchinsonianus* form, and the rather abundant and shaggy upper indumentum of *Stevenson* 247/31, considered in conjunction, suggest a linkage between the GLANDULOSUS and HOMBLEI types of Monotoid structure — a suggestion which is supported by the great similarity in general aspect between such specimens as *B. D. Burtt* 5919 (referred to *M. Delevoyi)* and *B. D. Burtt* 5927 (referred to *M. Homblei)* [2]. On the other hand, the occasional development of stellate hairs in the meshes of the vein-reticulum on the lower leaf-surface may simply be the expression of a fundamental tendency within the group; and the greater *amount*, at any rate, of both upper and lower indumentum in Stevenson's specimen may result merely from the action of certain ecological conditions.

Gmoes Sousa 1324, the original *«M. nyasensis»* of

1. *Cf.* Conspectus Florae Angolensis (10), p. 138.

2. Specimens from Northern Rhodesia and Tanganyika Territory, respectively (K, IFI).

HUTCHINSON, is a member of the «*M. rufotomentosus* plexus», of a type very near to *M. africanus*; the extreme difficulty in dealing with the taxonomy of these East African forms of *Monotes*, is illustrated by the fact that the same name has been suggested for three specimens which it is impossible, after an examination and comparison of all available material, to regard as other than forms of *M. africanus* itself [1], and for a specimen from Southern Rhodesia, which at first sight, has the aspect of a member of the *M. rufotomentosus* plexus, but which on analysis appears to be a hybrid form between *M. Engleri* and *M. glaber* [2].

The existence of such specimens as those reviewed in the preceding paragraphs, certainly complicates the taxonomic problem of avoiding the dangers, on the one hand, of a too minutely analytical «species-splitting», and on the other hand, of a comprehensive «species-lumping» which does not take into account the occurrence either of well-marked geographical and ecological forms, or of possible series of hybrid segregates.

It will be useful to append here a summary of the *Monotes* types and «species» as listed above, and such a summary may well take the form of an identification-key, in which the main divisions differentiate between the eight types of development, and the sub-divisions distinguish between the species and forms associated under those types.

It has already been remarked that leaf-characters are of considerable diagnostic importance in the genus *Monotes*, particularly with regard to *the distribution and type of indumentum on the surfaces of mature leaves*, and, after the separation of the two stamen-types within the genus — which, in fact, broadly correspond to differences in *the form of the leaf-apex* — it is on these features that the key-summary is very largely based. The leaf-lamina is extremely variable in size within a species, both length

1. *Clements* s. n. and 188 (IFI); *Townsend* 8 (IFI): all specimens from Nyasaland.

2. *Kelly- Edwards* s. n. (IFI).

and breadth showing a considerable range of dimensions. With regard to *length of lamina*, this may vary, in *M. Homblei* for example, from 7.5 to 16 cm.; for this reason, the length of lamina is expressed neither as an average, nor as a range of measurements, but in general terms only; these terms, based upon the most frequently-occurring dimension, or short range of dimensions, which the available specimens have provided, are as follow: —

Lamina generally	below	6	cm.	in	length	.....short.
»	»	from 6-8	cm.	»	»	short-intermediate.
»	»	» 8-10	cm.	»	»	.....intermediate.
»	»	» 10-12	cm.	»	»	.long-intermediate.
»	»	above 12	cm.	»	»	.....long.

The *breadth of the lamina* is expressed in terms of its general relation to the length, and is correlated with the typical *shape* in each case,where such details are necessary in the key, for distinction between species or forms.

It is interesting that in *Monotes* spp., the *length of the petiole* bears a general relation to the length of the lamina: types with the longer laminae tend to have also the longer petioles, and *vice-versa*. This point is illustrated, on the one hand by . *caloneurus*, with long laminae and petioles about 1.7 cm. in length, and on the other hand by *M. Gossweileri*, with short laminae and petioles 1.0 cm., or generally less, in length. The range of variation in petiole-length per species, however, is naturally much less than that in lamina-length; and in the short notes on species in the key, therefore, this feature is expressed in definite terms, where it is necessary to include it for identification purposes.

A broad correlation also exists between the length of lamina and petiole and the number of pairs of lateral veins: in general, the longer the petiole, the larger the number of pairs of lateral veins, and *vice-versa*. This is illustrated by *M. discolor*, in which the average petiole--length is about 2.5 cm., and the most frequent number of pairs of lateral veins is from 15-17; and by *M. africanus*, with a petiole-length of 0.8-1.0 cm., and from 10-12 pairs of lateral veins in typical examples of leaves. It may be

noted that an exception to the general relation between petiole-length and number of lateral veins occurs in *M. magnificus*, which possesses the largest leaves in the genus: the lamina may reach as much as 24.0 cm. and the petiole 3.0 cm., or even more, in length, while the number of pairs of lateral veins ranges only from 9 to 13.

Since the genus *Monotes* comprises a group of very closely-related species and forms, which are, moreover, very variable amongst themselves in their several characters, it is naturally extremely difficult to «key out». In some cases, a large amount of material, and from a fairly wide area, has been available for examination; so that the concept of average specific characters in such cases is presumably more correct than in those cases where the supply of material is limited: the chances are small that limited material would happen to provide the mean of the range of specific variation. It is not, therefore, claimed that the descriptions and key are by any means final: they are liable to modification in greater or less amount as more material comes to hand, so that the following «synoptical key» is necessarily only provisional.

SYNOPTICAL KEY TO THE TYPES AND SPECIES OF THE GENUS *MONOTES* A. DC.

(N. B. The main divisions of the key (under capital-letter-indicators) differentiate between the eight types of development in the genus; under each type, the various species, or sub-groups of species, are distinguished (in contrasting type, with small-letter-indicators); any individual distinguishing feature of a species, or group of species, is added, in brackets, to facilitate identification).

A. All, or a proportion, of the stamens without a triangular connective; leaf-apex typically acute or apiculate: . . . . . KATANGENSIS type

a. Stamens entirely without a connective; lower leaf-surface with an general, dense and felt-like indumentum:

b. Inflorescences dense, large, terminal and sub-spicate; leaves

with an upper indumentum in the young condition, tending to become glabrous at maturity; extra leaf-glands in the vein-axils frequent: . . . . . *M. katangensis*

bb. Inflorescences dense, but small, axillary and paniculate; leaves with an upper indumentum of stiff hairs even at maturity; extra leaf-glands not observed: . . . . . *M. dasyanthus*

aa. Stamens of mixed type, without and with a small connective; inflorescences large, terminal and sub-spicate; lower indumentum general, but sparse; upper indumentum tending to disappear at maturity; presence of extra leaf-glands indicated:
(lateral veins rather markedly oblique): . . (?×) *M. obliquinervis*

AA. Stamens with a distinct triangular connective; inflorescences axillary and paniculate; leaves of varying form, apex *generally* obtuse, rounded or emarginate:

B. Leaves, even in young condition, with glabrous upper surface, except occasionally along the line of the main veins:

C. Leaves, even in young condition, with glabrous lower surface also: lateral veins anastomosing some distance from the leaf-margin; young shoots glabrous: . . . . GLABER type

a. Laminae typically short, elliptical or obovate, length about × 2 breadth; petiole-length typically from 0.6-0.9 cm.; lateral veins typically 8-11 pairs: . . . *M. glaber*

aa. Laminae short-intermediate to intermediate, elliptical to obovate-elliptical, length more than × 2 breadth; petiole-length typically from 2.2-2.6 cm.; lateral veins typically 14-15 pairs:
(leaf-gland more or less heart-shaped in outline): . . . . . *M. xasenguensis*

CC. Leaves with indumentum on lower surface, but on veins only; lateral veins anastomosing very near the leaf-margin; young shoots with indumentum: . . . . . AFRICANUS type

a. Laminae generally elliptical, size variable, but in the typical form of the species, length generally short to short-intermediate, about, or somewhat more than, × 2 breadth; petiole-length 0.7-1.0, mostly 0.8 or 0.9 cm.; 10-12 pairs of lateral veins, rather markedly decurrent with the midrib; inflorescences few-flowered and somewhat lax: . . . . . *M. africanus*

aa. Laminae elliptical, length short to intermediate, generally about × 2 breadth; petiole-length generally over 1 cm., and reaching as much as 1.6 cm.; lateral veins frequently 12 or more pairs, not markedly decurrent with the mid-

rib; inflorescences few-flowered, comparatively dense: . . . . . (? ×) *M. rufotomentosus* (in part) [1]

BB. Leaves in young condition with a varying amount of indumentum on both surfaces (upper surfaces tend to become glabrous at maturity, to a greater or less extent, throughout this series of forms):

D. Indumentum typically absent from meshes of vein-reticulum on lower leaf-surface (an occasional hair, usually stellate, may occur, but the epidermis of the mesh is always visible):
(lateral veins anastomose at or very near the leaf-margin): . . . . . GLANDULOSUS type

a. Upper indumentum dense in young, and distinct even in mature, leaves:
(laminae ovate to elliptical or orbicular-ovate, length short-intermediate to long-intermediate, less than × 2 breadth; margins fringed and slightly undulating; petiole-length typically 1.5-1.7 cm.; lateral veins typically 10-12 pairs) . . . . . *M. adenophyllus*

aa. Upper indumentum tending to disapper more or less completely in mature leaves:

---

1. N. B. In material of *M. africanus* from Nyasaland and Tanganyika Territory, much of which is apparently coppice-growth, the lamina frequently reaches intermediate length, and the length is *less than* × 2 the breadth; the petiole-length averages 1.0 cm., and the lateral veins 11-13 pairs; this material, referred to as «*M. africanus* forma», is with difficulty distinguished from certain members of the «*M. rufotomentosus* plexus» when individual features and leaves are considered. It is the *aspect of the specimen as a whole*, which finally serves to distinguish between *M. africanus* forma and those members of the *M. rufotomentosus* plexus which very closely approach *M. africanus;* these latter have, *on the whole*, longer petioles and a higher number of lateral veins, while the upper leaf-surface is more plane than in *M. africanus*, and the flowers shorter-pediceiled. If, as appears to be very probable, «*M. rufotomentosus*» is indeed a plexus of hybrid segregates, the parental forms being *M. africanus* and *M. Engleri*, it will naturally be difficult to distinguish the segregates at one end of the range from *M. africanus*, and those at the other, from *M. Engleri*. «*M. rufotomentosus*» is again referred to in this key, under the CALONEURUS type, in association with *M. Engleri*.

In the preceding text, and in the distribution tables which follow this key, «*M. rufotomentosus*» is included under the CALONEURUS type and not referred to under the AFRICANUS type; this arrangement is of course, simply a matter of convenience, and has arisen from the fact that the distribution-area of «*M. rufotomentosus*» coincides with that of *M. Engleri*, the geographical range of both being more restricted than in the case of *M. africanus*.

b. Leaf-gland distinctly red:
(laminae elliptical to obovate, length short-intermediate to intermediate, less than × 2 breadth; upper leaf-surface somewhat shining and areolate; petiole-length generally 1.2 cm.; lateral veins typically 12 pairs): . . . . . *M. rubriglans*

bb. Leaf-gland dark brown or black:

c. Laminae oblong to elliptical:
(laminae long, length somewhat less than × 2 breadth; petiole-length 1.9-2.1 cm.; lateral veins 14-15 pairs): . . . . . *M. glandulosus*

cc. Laminae broadly-elliptical to sub-orbicular:
(extra leaf-glands may occur in the axils of lateral veins):

d. Isolated stellate hairs in meshes of vein-reticulum on lower leaf-surface occasional to not infrequent:
(laminae long, length considerably less than × 2 breadth; petiole-length 1.5-2.2 cm.; lateral veins 10-14 pairs): . . . . . *M. Hutchinsonianus*

dd. Meshes of vein-reticulum generally quite glabrous:

e. Indumentum over the veins of the lower leaf-surface generally sparse:
(laminae long-intermediate to long, length considerably less than × 2 breadth; petiole-length ranging from 1.0-2.8, but generally 1.9-2.1 cm.; lateral veins 8-14, typically 9-12, pairs): . . . . . *M. Delevoyi*

ee. Indumentum over veins abundant:
(laminae long, length considerably less than × 2 breadth; petiole-length about 1.5 cm.; lateral veins 12 pairs): . . . . . *M. Wangenheimianus*

DD. Indumentum always and distinctly present in meshes of vein-reticulum on lower leaf-surface:

E. Upper indumentum of distinct, rather long, simple and tufted hairs:
(lateral veins *generally* anastomosing at or very near the leaf-margin):

F. Upper indumentum typically somewhat shaggy, consisting of rather thin-walled hairs, tending to disappear at maturity: . . . . . CALONEURUS type

a. Lower indumentum tending to be partial at maturity, being absent or very sparse over midrib and bases of lateral veins:

b. Laminae elliptical or obovate-elliptical, length occasionally intermediate to long; lamina-base typically rounded to sub-cordate; number of lateral veins mostly from 13-18 pairs:

c. Lamina-length reaching 16.0 cm., less than × 2 breadth; upper surface almost entirely glabrous at maturity; petiole-length mostly 1.4-1.8, but reaching 2.0 cm.: . . . . . *M. caloneurus*

cc. Lamina-length reaching 13.0-13.5 cm., about, or more than, × 2 breadth; upper surface with considerable remains of indumentum at maturity; petiole-length mostly 1.2-1.7 cm.: . . . *M. Dawei*

bb. Laminae narrowly elliptical to obovate-elliptical or obovate, generally short-intermediate:

d. Laminae short-intermediate, length more than × 2, occasionally almost × 3 breadth, base narrowed, cuneate to sub-rotund; upper surface matte and glabrous; petiole-length 1.2-1.6 cm.; lateral veins 11-12 pairs, anastomosing a short distance from leaf-magin; midrib and bases of lateral veins markedly glabrous and reddish-brown in colour: . . . . . *M. loandensis*

dd. Laminae short to intermediate, length about × 2 breadth, base typically rounded, sometimes slightly cuneate or slightly cordate, upper surface shining and almost glabrous; petiole-length 1.4-1.7 cm.; lateral veins 10-13 pairs, *almost* reaching leaf-margin; midrib and bases of lateral veins pratically glabrous: . . . . . *M. Noldeae*

aa. Lower indumentum complete at maturity, being typically present on all veins:

e. Laminae sometimes short-intermediate, but generally intermediate to long-intermediate:

f. Laminae broadly elliptical to elliptical-orbicular, length less than × 2 breadth, base rounded

to sub-cordate; upper surface convex, glabrous or with remains of indumentum at maturity; lower surface densely felted with rather coarse hairs petiole-length generally 2.0-2.5 cm.; lateral veins generally 13-15 pairs: . . . . . *M. Kerstingii*

ff. Laminae elliptical to obovate-elliptical, length less than, about, or more than, × 2 breadth, base rounded to sub-cordate, butf requently narrowed; upper surface plane, glabrous, or with remains of shaggy and shorter-branched hairs in varying proportion; lower surface with fine, close indumentum; petiole-length mostly 1.0-1.5 cm.; lateral veins 11-15 pairs, with tendency to formation of short subsidiaries: . . . . . *M. elegans* (in part)

ee. Laminae short to short-intermediate, occasionally intermediate:

g. Lower indumentum greyish-white, markedly dense and fine, over veins and meshes alike: (laminae elliptical to obovate-elliptical, length generally short, about or less than × 2 breadth; upper surface at maturity typically glabrous and somewhat shining, areolate; petiole-length generally 1.0-1.5 cm.; lateral veins generally 9 or 10-12 pairs, with tendency to formation of short subsidiaries): . . . . . *M. Engleri*

gg. Lower indumentum fine, but more or less sparse over veins, or meshes, or both:

h. Laminae short-intermediate to intermediate, generally short-intermediate, generally elliptical, length less than, about, or more than, × 2 breadth, base rounded to cordate, sometimes slightly narrowed; upper surface with varying amount of residual indumentum, resin-hairs frequent on both surfaces; petiole-length very variable, frequently 1.1-1.5 cm.; lateral veins also variable, frequently 9 or 10-12 pairs: . . . . . (? ×) *M. rufotomentosus* (in part)

hh. Laminae short, elliptical, obovate or ovate, length about or less than × 2 breadth, base rounded to sub-cordate, or narrowed; upper surface glabrous; lower surface with a markedly varying amount of indumentum over veins as well as in meshes; petiole-length 0.4-1.3 cm.; lateral veins 7-10 pairs, with varying relation to leaf-margin: . . . . . (? ×) *M. Engleri* × *glaber*

FF. Upper indumentum of typically appressed hairs, more or less persistent at maturity: . . . HOMBLEI tpye

a. Laminae generally intermediate to long, breadth frequently nearly equaling length:

b. Upper indumentum somewhat velvety, of thick-walled simple, with a proportion of tufted, hairs; no extra leaf--glands observed:
(laminae very variable in size, occasionally short-intermediate to long, broadly elliptical or obovate-elliptical to sub-orbicular, base subcordate, rounded, flattened or slightly narrowed; lower surface typically velvety, and rather sparsely-covered with indumentum, stellate hairs in meshes being distinct; petiole-length very variable, from 1.0-3.0, generally from 1.3-2.0, cm.; lateral veins generally from 11--13 pairs):..... *M. Homblei*

bb. Upper indumentum rough, of stiff, simple hairs; extra leaf-glands observed:
(laminae generally long, sub-orbicular, base cordate; lower surface typically thickly-felted with indumentum; petiole-length typically 2 5-3.0 cm.; lateral veins 9-13 pairs): *M. magnificus*

aa. Laminae short, very rarely short-intermediate, lenght usually somewhat less than $\times$ 2 breadth:
(laminae elliptical to slightly ovate or obovate, base typically very slightly cordate, apex flat to rounded, or slightly acuminate to bluntly apiculate; upper surface of mature leaves matte to shining, with scattered long bristly hairs; lower indumentum always present both on veins and in meshes, but very variable in amount; petiole lenght 0.3-0.7, generally 0.4 or 0.5, cm.; lateral veins 7-11, generally 8-10, pairs; inflorescences characteristic, comparatively long, few-flowered and lax, with pedicels up to 1.5 cm.): ..... *M. Gossweileri*

EE. Upper indumentum of short, generally fine, hairs:

G. Upper leaf-surface in young condition finely granular, with many short, round-headed resiniferous hairs; other hairs simple, tufted and stellate, generally somewhat sparse; surface more or less glabrous at maturity: ..... DISCOLOR type

a. Lateral veins anastomosing at leaf-margin:
(laminae intermediate to, generally, long,

generally e liptical, sometimes elliptical-oblong to ovate, length less than × 2 breadth, base rounded to markedly cordate; upper surface light green, often yellow-green in young stages, owing to abundance of resiniferous hairs; lower surface finely and densely felted; petiole-length 1.4-3.8, generally 1.8-2.5 cm.; lateral veins 12-20, generally 14-18, pairs): *M. discolor*

aa Lateral veins generally anastomosing a short distance from the leaf-margin:

b. Lateral and, especially, tertiary venation comparatively regular:

c. Laminae short-intermediate to intermediate, obovate, much narrowed at the base, length less than × 2 breadth, base truncate, rounded or very slightly cordate; upper surface matte and still finely granular at maturity; petiole-length 1.6-2.1 cm.; lateral veins 12-14 pairs, often forking near the leaf-margin:
(fruit-wings distinctly unguiculate): ..... *M. Pearsonii*

cc. Laminae short to short-intermediate, elliptical, or slightly ovate or obovate, length less than, about, or more than, × 2 breadth, base rounded to slightly cordate; upper surface practically glabrous at maturity; petiole-length 0.9-1.6, generally 1.3-1.5, cm.; lateral veins 9-13, generally 11-12, pairs, with tendency to formation of subsidiary laterals:..... ..... *M. oblongifolius*

bb. Lateral and, especially, tertiary venation markedly irregular:
(laminae short to short-intermediate, elliptical with rounded or somewhat narrowed base, length about × 2 breadth; upper surface matte, with remains of indumentum at maturity; petiole-length 2.0-2 9, generally 2.2--2.6 cm.; lateral veins 10-13, generally 11-12, pairs; fruit-wings narrow, red to red-brown, connate at base for 0.1--0.2 cm. of their length):..... ..... *M. Carrissoanus*

GG. Upper indumentum of mainly short, close, stellate hairs, generally persistent at maturity: HYPOLEUCUS type

a. Lateral veins anastomosing at some distance from the leaf-margin:

b. Laminae short-intermediate, or generally intermediate to long, elliptical to obovate, length sligtly less than × 2 breadth, base rounded to narrowed, apex slightly emarginate; vein-reticulum plain on lower surface, owing to fineness of grey-white indumentum and thin texture of leaf; petiole-length 1.1-2.5 cm.; lateral veins 11-13 pairs, with occasional subsidiaries:..... *M. hypoleucus*

bb. Laminae short to intermediate, but generally short-intermediate, elliptical, oblong-elliptical, ovate or obovate, length slightly less than, generally about, or sometimes more than, × 2 breadth, base narrowed, rounded or sub-cordate, apex obtuse, rounded, flattened, emarginate, mucronate or acute; vein-reticulum varyingly obscured by close, though fine, greyish to dusky-yellowish indumentum and fairly thick texture of leaf; petiole-length 0.9-2.0, generally 1.3-2.0, cm.; lateral veins typically 10--14 pairs, additional pairs in acute--tipped leaves, subsidiaries frequent:... ..... *M. angolensis*

aa. Lateral veins anastomosing at the leaf--margin:
(laminae elliptical or obovate-elliptical, length less than, about, or more than, × 2 breadth, base rounded, sub-cordate, or narrowed; petiole-length typically 1.0-1.5 cm.; lateral veins typically 11-15 pairs, with tendency to formation of subsidiaries):..... *M. elegans* (typical form)

NOTES ON THE OCCURRENCE AND DISTRIBUTION OF *MONOTES* SPECIES.

Information concerning the ecology of the species of *Monotes*, and also the exact locality of specimens, is somewhat scanty, and it is not possible, at the moment, to give more than a very general idea of the occurrence of the group. *Monotes* species are small, often somewhat gnarled, trees, characteristic of open or fringing forest, and of

savannah woodlands, not infrequently of markedly xerophilous type, such as are to be found on the higher plateaux extending from west to east of South Tropical Africa. Where the altitude is noted on herbarium sheets, it is generally given as 3000 feet or more, except in the case of *M. Kerstingii* Gilg, which is in some cases recorded as occurring at 1000 feet, or even at a lower altitude [1]. It will be remembered that this species is also somewhat isolated in its distribution, being the only form which extends north of the Equator. *Monotes* species are further characteristic, apparently, of stony, or generally sandy, acidic soils; recorded cases are, for example, from granitic sands in the neighbourhood of Salisbury, Southern Rhodesia; from quartzite sands near Ndola, Northern Rhodesia; from the Kalahari Sand, Tropical Bechuanaland; and from a sandstone soil in the Gold Coast area.

Accurate information concerning localities (including latitude and longitude) from which collections have been made, is so frequently lacking, and localities are often so isolated and remote, that a really satisfactory discussion of the distribution of *Monotes* species is not yet possible; such a discussion would, in any case, find its place more appropriately in a complete monographic account of the *Monotoideae* as a whole, including its relationship to the *Dipterocarpoideae*. The following table will, however, be sufficient for the moment, to indicate the general geographical occurrence of the genus, as at present known.

1. E. g., *Vigne* 3907 (K), «at 600 feet», and *Vigne* 3000 (IFI), «at 1000 feet», both forms from the Gold Coast. *Schlieben* 6079 (BD), a somewhat unusual specimen, although nearer to *M. Kerstingii* than to any other form, is recorded from Tanganyika, at about 870 feet.

SPECIES Grouped under « TYPES »	Angola	Belgian Congo	N. Rhodesia	Tropical Bechuanaland	S. Rhodesia	Nyasaland	Portuguese East Africa	Tanganyika	Anglo-Egyptian Sudan	Ubangui-Chari-Chad	Cameroons	Nigeria	Dahomey	Gold Coast	French Guinea
1. KATANGENSIS															
M. katangensis	×	×	×												
M. dasyanthus	×	×	×												
(?×) M. obliquinervis			×												
2. GLABER															
M. glaber			×	×	×										
M. xasengensis	×														
3. AFRICANUS															
M. africanus	×	×	×			×		×							
4. GLANDULOSUS															
M. rubriglans	×														
M. glandulosus	×														
M. Delevoyi		×	×				×	×							
M. Hutchinsonianus	×	×													
M. Wangenheimianus								×							
M. adenophyllus								×							
5. CALONEURUS															
M. Noldeae	×		×												
M. caloneurus	×														
M. Dawei	×	×													
M. loandensis	×														
M. Kerstingii					×	×		×	×	×	×	×	×	×	×
M. Engleri			×			×		×							
(?×) M. rufotomentosus			×			×		×							
(?) M. Engleri×glaber					×										
M. elegans	×		×					×							
6. HYPOLEUCUS															
M. hypoleucus	×														
M. angolensis	×														
7. DISCOLOR															
M. discolor	×	×	×			×									
M. Pearsonii	×														
M. Carrissoanus	×														
M. oblongifolius			×												
8. HOMBLEI															
M. Homblei	×	×	×					×							
M. Gossweileri	×														
M. magnificus		×	×					×							

It appears from the foregoing table, that *Monotes* types and species or forms are concentrated in the western and central parts of South Tropical Africa, and that they «thin out» to the east, north and south of this area, the disappearance to the south being somewhat abrupt. These facts may be emphasised by collecting the data in the following manner: —

AREA	TYPES REPRESENTED	NO. OF SPECIES OR FORMS
From W. towards N. E. and E.: —		
ANGOLA	**8**	**19**
	KATANGENSIS	2—katangensis, dasyanthus
	GLABER	1—xasenguensis
	AFRICANUS	1—africanus
	GLANDULOSUS	3—rubriglans, glandulosus, Hutchinsonianus
	CALONEURUS	5—Noldeae, caloneurus, Dawei, loandensis, elegans
	HYPOLEUCUS	2—hypoleucus, angolensis
	DISCOLOR	3—discolor, Carrissoanus, Pearsonii
	HOMBLEI	2—Homblei, Gossweileri
NORTHERN RHODESIA	**7**	**15**
	KATANGENSIS	3—dasyanthus, katangensis, (?×) obliquinervis
	GLABER	1—glaber
	AFRICANUS	1—africanus
	GLANDULOSUS	1—Delevoyi
	CALONEURUS	5—Noldeae, caloneurus, Engleri, (?×) rufotomentosus, elegans
	DISCOLOR	2—discolor, oblongifolius
	HOMBLEI	2—Homblei, magnificus
BELGIAN CONGO (as a whole)	**6**	**9**
	KATANGENSIS	2—dasyanthus, katangensis
	AFRICANUS	1—africanus
	GLANDULOSUS	2—Delevoyi, Hutchinsonianus
	CALONEURUS	1 - Dawei
	DISCOLOR	1—discolor
	HOMBLEI	2—Homblei, magnificus
TANGANYIKA	**4**	**10**
	AFRICANUS	1—africanus
	GLANDULOSUS	3—Delevoyi, Wangenheimianus, adenophyllus
	CALONEURUS	4—Engleri, Kerstingii, (?×) rufotomentosus, elegans
	HOMBLEI	2—Homblei, magnificus

AREA	TYPES REPRESENTED	NO. OF SPECIES OR FORMS
	3	4
NYASALAND	AFRICANUS CALONEURUS DISCOLOR	1—africanus 2—Engleri, (?×) rufotomentosus 1—discolor
	1	1
PORTUGUESE EAST AFRICA	GLANDULOSUS	1—Delevoyi
S. and S. E. from Northern Rhodesia:		
	1	1
TROPICAL BECHUANALAND	GLABER	1—glaber
	2	3
SOUTHERN RHODESIA	GLABER CALONEURUS	1—glaber 2—Engleri, (?) Engleri × glaber
N. and N. W. from Belgian Congo and Tanganyika, along Congo-Nile Watershed, and W. in territory bordering Gulf of Guinea: —		
ANGLO-EGYPTIAN SUDAN **UBANGUI-CHARI-CHAD** **CAMEROONS** **NIGERIA** **DAHOMEY** **GOLD COAST** **FRENCH GUINEA**	1 CALONEURUS, in each case	1 1—Kerstingii, in each case

The indications from the distribution data, as at present known, are thus that central and eastern Angola, with western and eastern Northern Rhodesia and the Katanga, represent a «concentration area» for the genus *Monotes*. It may be suggested that this area is the *locus* of development of the genus, which, as shown in the foregoing account, consists of small, more or less geographically restricted groups of forms, the forms within each group being more or less closely related: the «GLANDULOSUS» type or group, for example, is a close alliance of forms, whereas the «DISCOLOR» type or group is a much looser and more superficial alliance.

Of the eight types, CALONEURUS and GLANDULOSUS seem to be the most successful: they are at least the most widely-ranging, as will readily be seen from the tables. GLANDULOSUS extends across South Tropical Africa from west to east, being represented in Angola itself by *M. rubriglans*, *M. glandulosus* and *M. Hutchinsonianus*, and from the Belgian Congo to Portuguese East Africa by *M. Delevoyi*, which is only doubtfully distinct from *M. glandulosus*.

The CALONEURUS type is represented by the largest group of species and forms, and is by far the most wide-spread: it gives, apparently, in the single species *M. Kerstingii*, the most westerly (French Guinea), the most northerly (Sokoto, N. Nigeria), and — *Schlieben* 6709, from Lindi, Tanganyika, being included under *M. Kerstingii* since it coincides with that species except for its rather smaller leaves — the most easterly records of the genus. In *M. Engleri*, the CALONEURUS type gives also the most southerly record, namely, at Victoria, in Southern Rhodesia [1]. *M. caloneurus* itself is recorded from Benguela the most westerly of the Angolan provinces.

The other six types, with the exception of AFRICANUS — which ranges from Angola to Tanganyika in the various

1. Note that *M. glaber* occurs a little to the N. W. of Victoria, in the Selukwe District, and the putative *Engleri* × *glaber* hybrid has been recorded from Victoria, together with *M. Engleri* itself.

forms of its single species — are comparatively restricted in their distribution, as well as in their content of species. The HYPOLEUCUS type, as here recognised, with two species, does not extend beyond Angola; the KATANGENSIS and DISCOLOR types, the former with two and the latter with three species, and each with a form whose characters suggest its hybrid origin, are concentrated in Angola, the Katanga and Northern Rhodesia, except for a single record of *M. discolor* from Nyasaland; while GLABER, with two species, is restricted to Angola, Northern and Southern Rhodesia and Tropical Bechuanaland. The last type, HOMBLEI, is restricted in one of its species, *M. Gossweileri*, to Angola, while the Tanganyika records of its second and third forms, *M. Homblei* and *M. magnificus*, may be geographically less detached from the Belgian Congo and Northern Rhodesian, and thus from the Angolan, records, than at first sight appears from the distribution-table: unfortunately, comparatively little material of these species is at present known, and insufficient data as to localities, have, in general, been given to make detailed discussion of this point possible.

CONCLUSION

In 1933, the present writer prepared an account of the «Taxonomic History and Geographical Distribution» of the *Monotoideae* (2), as indicated in the literature then available, the purpose of the communication being to form an introduction to a consideration of the wood anatomy of the group (3). The species, as defined by their authors, were thus accepted in the original account; at the writer's request, however, for purposes of checking and authentication, herbarium specimens in most cases accompanied the wood samples sent by Forest Officers; and subsequently, a considerable amount of herbarium material, alone, was sent for identification from various areas. It soon became evident that the characters of much of this material diverged, in greater or less degree, from the

diagnoses already published, principally by GILG, DE WILDEMAN and HUTCHINSON, and a revision of the group was in consequence undertaken.

Preliminary results of this revision, so far as the Angolan representatives of the *Monotoideae* were concerned, were published early in 1937, in the «Conspectus Florae Angolensis», under the editorship of the late DR. L. WITTNICH CARRISSO. Since this account was written, however, still more material, particularly of the genus *Monotes* itself, has come to hand from different parts of Tropical Africa, through various Forest Officers and herbaria, and it has thus been possible to re-examine the group more critically.

In the case of *Monotes*, this new material has, in many instances, linked up the series of forms and illuminated obscure points, so that it is necessary to modify the scheme of classification of the genus as given in the Conspectus: it is now, for example, clear that *M. discolor* R. E. Fr. includes the specimen *(Cardoso* s. n.) referred to *M. kapiriensis* De Wild., and that, indeed, *M. kapiriensis* is synohymous with *M. discolor;* further, that *M. glandulosus* Pierre and *M. Hutchinsonianus* Exell are extremely closely linked through *M. Delevoyi* De Wild. These pairs of forms are associated in the key to *Monotes* which appears in the Conspectus, and the close relationship between them is obvious, even without the evidence of new material. Again, it now appears that *M. Dawei* Bancroft is so nearly related to *M. caloneurus* Gilg that it may be regarded as a narrow-leaved form of that species; the two are separated in the original key on account of the rather unusual amount of indumentum on the upper leaf-surface in *M. Dawei:* an examination of further material from different areas has, however, served to link up the two extremes represented by *M. Dawei* and by «typical» *M. caloneurus*, so that in the key to the whole genus proposed in the foregoing pages, the two forms are closely associated.

The most considerable adjustment which has had to be made in the course of revision, consists in the separation of certain of Gossweiler's specimens (namely, 1804, 2934

and 3943) and an un-numbered specimen collected by Admiral Lynes, from *M. hypoleucus* Gilg, which, as thus represented only by *Welwitsch* 1036, is even more closely allied to *M. angolensis* De Wild. than was originally believed — indeed, *M. hypoleucus* and *M. angolensis* not improbably represent the same specific type. Undoubtedly, in the relation of the lateral veins to the leaf-margin, *Gossweiler* 1804, 2934 and 3943 differ from *Welwitsch* 1036, and agree with *Holtz* 1474, the type of *M. elegans* Gilg; the relationship between *M. hypoleucus* and *M. elegans* is indicated by the similarity of type and distribution of the indumentum over the leaf-surfaces. *Lynes* s. n., in the character of the venation and in its somewhat shaggy upper indumentum, is undoubtedly of the CALONEURUS type: it is probably a vigorous shoot of *M. caloneurus* itself.

As the list of Angolan species of *Monotes* now stands, therefore, *M. kapiriensis* is included in *M. discolor*, while *M. elegans* is separated from the specimens originally included under *M. hypoleucus;* so that, with the two new species *M. Carrissoanus* and *M. xasenguensis*, and the new record for *M. katangensis*, the number of species of the genus occurring in the area appears, at the moment, to be nineteen, and each of the eight types, or lines of development, within the genus is represented. Further discoveries will, without doubt, necessitate further adjustments, not only for Angolan species, but for those of Tropical Africa in general.

The writer desires to offer the foregoing revised account of the genus *Monotes* as her contribution to this number of the «Boletim da Sociedade Broteriana», published as a memorial to DR. L. W. CARRISSO, to whose kindness, and to that of his colleagues DR. F. A. MENDONÇA and MR. A. W. EXELL, she owes the opportunity of examining and describing the Angolan Monotoids for the Conspectus Florae Angolensis; she wishes also to express her deep sense of the honour extended to her in the invitation to associate herself with DR. CARRISSO's fellow-workers in thus

commemorating his great interest in the Sociedade Broteriana, and in the work of the Instituto Botânico Dr. Júlio Henriques.

BIBLIOGRAPHY

1. BAKER, E. G. 1911. A contribution to our knowledge of the flora of Gazaland: being an account of the collections made by C. F. M. Swynnerton, Esq., F. L. S. *Journ. Linn. Soc. Bot.* **40**: 1.
2. BANCROFT, H. 1935. The taxonomic history and geographical distribution of the *Monotoideae*. *American Journ. Bot.* **22**: 505.
3. —— 1935. The wood anatomy of representative members of the *Monotoideae*. *American Journ. Bot.* **22**: 717.
4. —— 1935. Material of *Marquesia acuminata* from Northern Rhodesia. *Kew Bulletin* 1935, p. 559.
5. —— 1936. New Angolan species of *Monotes*. *Bol. Soc. Brot.* **11**: (2.ª ser.) 43.
6. —— 1936. New species of *Monotes* from Angola. *Journ. Bot.* **74**: 225.
7. BRANDIS, D. 1895. An enumeration of the *Dipterocarpaceae*. *Journ. Linn. Soc. Bot.* **31**: 1.
8. ——, and GILG, E. 1894. *Dipterocarpaceae*. (In Engler und Prantl, «Natürlichen Pflanzenfamilien» III, **6**: 243).
9. CANDOLLE, A. DE. 1868. Prodromus Systematis naturalis Regni vegetabilis. Pars. 16, ii.
10. CARRISSO, L. W. (Ed.). 1937. Conspectus Florae Angolensis. (See Bancroft, H.: «Dipterocarpaceae», p. 132).
11. CLOVER A. M. 1906. Philippine wood-oils. *Philippine Journ. Sci.* **1**: 191.
12. DELEVOY, G. 1929. La question forestière au Katanga. II. Les essences forèstières du Katanga.
13. —— 1930. Études systématiques des bois du Katanga. V.
14. EXELL, A. W. 1932. John Gossweiler's plants from Angola and Portuguese Congo. *Journ. Bot.* (Suppl.) **70**: 205.

14.a —— 1938. Dr. Carrisso's Botanical Mission to Angola. *Journ. Bot.* **76**: 121.

15. FRIES, R. E. 1914. Schwedischen Rhodesia-Kongo-Expedition, 1911-1912. I. Botanische Untersuchungen.
16. —— 1914. Die Gattung *Marquesia* und ihre systematische Stellung. *Engl. Bot. Jahrb.* **51**: 349.
17. GIGL, E. 1894. Studien über die Verwandschaftsverhältnisse der *Thymelaeales* und über «die anatomische Method». *Engl. Bot. Jahrb.* **18**: 488.
18. —— 1895. *Monotes adenophyllus*. In Engler's «Pflanzenwelt Ostafrikas».
19. —— 1896. Diagnosen neuer Arten. *Notizbl. Bot. Gart. Mus. Berlin* **1** (1895-1897): 153.
20. —— 1899-1901. Über die systematische Stellung der Gattung *Monotes* und deren Arten. *Engl. Bot. Jahrb.* **28**: 127.
21. —— 1908. Weitere Beiträge zur Kenntniss der afrikanischen Dipterocarpacen-Gattung *Monotes*. *Engl. Bot. Jahrb.* **41**: 287.

22. HEIM, F. 1892. Recherches sur les Dipterocarpacées. Thèse, Paris.
23. HIERN, W. P. 1896. Catalogue of the African Plants collected by Dr. Friedrich Welwitsch in 1853-1861. I.
24. HOFFMAN, F. 1889. Beiträge zur Kenntniss der Flora von Central Ost-Afrika. *Thesis*, Berlin.
25. HUTCHINSON, J. 1931. General Smuts' botanical expedition to Northern Rhodesia, 1930. *Kew Bulletin* 1931, p. 225.
26. —— and DALZIEL, J. M. 1927. *Flora of West Tropical Africa*. I.
27. JOHNSTON, SIR H. H. 1897. British Central Africa. *(Botanical Section* by I. H. BURKILL).
28. MILDBRAED, J. 1914. Reise nach Africa, III.
29. OLIVER, D. 1868. Flora of Tropical Africa. I.
30. PIERRE, L. 1880-1883. Flore forestière de la Cochinchine.
31. —— 1897. Sur le *Monotes glandulosa* sp. nov. *Bull. Mensuel Soc. Linn.* Paris, séance du 19 mars, 1897, p. 1298.
32. SPRAGUE, T. A. 1909. Diagnoses africanae. XXX. *Kew Bulletin*, 1909, p. 305.
33. TORRE, C. G. DE DALLA and HARMS, H. 1900-1907. Genera Siphonogamarum.
34. WARBURG. 1903. Kunene-Sambesi-Expedition. *(See Baum*, p. 307).
35. WELWITSCH, F. 1869. Sertum Angolense. *Trans. Linn. Soc.* **6**: 1.
36. WILDEMAN, É. DE. 1902-1903. Études sur la flore du Katanga. I. *Ann. Musée Congo*, IV. (Bot.).
37. —— 1912-1921. Notes sur la flore du Katanga. *Ann. Soc. Sci. Bruxelles:* 37-40, parts ii-vi.
38. —— 1913. Études sur la flore du Katanga. II. *Ann. Musée Congo*, IV. (Bot.).
39. —— 1915. Decades novarum Specierum Florae Congolensis. *Bull. Jard. Bot. Bruxelles* **5**: 1.
40. —— 1913-1927. Contributions à l'étude de la flore du Katanga. (See especially 1921 and Suppl. 1927).
41. —— 1927. Plantae Bequaertianae. IV, ii.

NUCLEOLI AND SAT-CHROMOSOMES [1]

by

FLÁVIO RESENDE [2]

CONTENTS:

PAG.

I. — THE BEHAVIOUR OF THE NUCLEOLI DURING THE MITOSIS IN HIGHER-PLANTS 392

— *The discovery of Strasburger (1888)* 392

II. — RELATIONS BETWEEN SAT-CHROMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN HIGHER-PLANTS 394

— *The discoveries of S. Nawaschin (1912, 13)* 394

— *The discovery of Heitz (1931)* 394

— *The criticisms about the generalisation and the interpretation of Heitz's results:*

a) *Darlington* (1932) and *Bruun* (1932) 395

b) *Dermen* (1933) 395

c) *Doutreligne* (1933) 395

d) *Propach* (1934) 396

e) *Mc Clintock* (1934) 396

f) Nucleolar chromosomes, which «are not SAT-chromosomes» 399

g) About failing of satellites in higher-plants 399

— *Criticism about «the criticisms about the generalisation and the interpretation of Heitz's results»:*

— About *Darlington's, Bruun's, Dermen's, Propach's,* etc's results 400

— About methods and difficulties of the observation of the SAT-constrictions 401

— About *Doutreligne's* results 402

— About *Mc Clintock's* results 404

— About *Mc Clintock's* school 408

— Summary of the *Mc Clintock's* experiments 411

III. — SAT-AND NON-SAT-CONSTRICTIONS 411

(1) English translation of a lecture delivered in «Estação Agronómica Nacional, Lisboa» on March 27th, 1938. The portuguese text is published in «Revista Agronómica, Lisboa, 1938».

(2) Equiparado a bolseiro pelo I. A. C., Lisboa.

PAG.

1. — *Distinction between SAT-and Non-SAT-constrictions* . . . 411
2. — *The nature of the SAT-threads in higher-plants*. 412

IV. — NUCLEAR ASYMMETRY 413

1. — *The asymmetric races* 413
2. — *The use of the nuclear asymmetry to the study of the pre-and port-reduction* 415

V. — SATELLITES AND SISTEMATIC (HIGUER-PLANTS) 415

VI. — THE VALUE OF THE NUCLEOLI TO THE THOROUGH STUDY OF THE CHROMOSOMIC SET 415

VII. — THE NUCLEOLI OF THE LOWER PLANTS 416

VIII. — THE SAT-CHROMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN THE ANIMALS 417

LITERATURE. 418

IN the last few years many cytologists have turned their attention to the study of the relations between the nucleoli and the chromosomes. In spite of attempts by GATES (1937), NANDI (1937) and RESENDE (1937*a*) to summarise and criticise the existing literature no thorough summary and still less no critical comparison have as yet been available.

In preparing this work, the writer has ventured to write a critical survey, as complete as possible, of the literature up to the present on this branch of Cytology, taking at the same time the opportunity of publishing new observations.

I. — THE BEHAVIOUR OF THE NUCLEOLI DURING THE MITOSIS IN HIGHER-PLANTS

As it was already known by the older caryologists, the nucleoli as a rule arise in the telophase and pass throughout the interphase and the prophase. Dissociation is detected in the nucleoli at the end of the prophase.

At the end of the telophase STRASBURGER (1888) noticed, in the sister nuclei, *a regular arrangement of the nucleoli, as regards their symmetric position, size and number.* Later ROSEN (1894), DE SMET (1914), DE LITARDIÈRE (1921), SPRUMONT (1928), SCHAEDE (1928), ABELE (1930) and HEITZ (1931) noted the same fact.

The presence of the nucleoli throughout the mitosis has been pointed out in the Phanerogames by VAN CAMP (1924), YAMAHA and SINOTÔ (1925), DEMBOWSKY and ZIEGENSPECK (1928), SCHAEDE (1928), ZIRKLE (1928), FREW and BOWEN (1929), DEMBOWSKI (1930), *et al.* As reported by these researchers, one part of the nucleolus dissolves and is incorporated in the spirema, whereas the remainded stays permanently as a residue. Not all the researchers agree as regards the distribution of the residue. While some admit that the whole of it fixes in one of the poles, others accept the distribution of the residue in both poles.

This has already been found in literature references to the passage of the nucleolus into the cytoplasm, after reaching the poles.

ZIRKLE (1931), concluding from the fact that the nucleoli in *Pinus strobus* are not persistent, admits the behaviour of its nucleoli to be normal in higher plants and says, that this «seems to be the essential characteristic of nucleolar behaviour common to all plants which have been carefully investigated».

Fig. 1 — I. Metaphase of *Aloe saponaria* Haw. orig.

Also HEITZ (1931, note on page 834) weighs the value of the statements of the above mentioned researchers. Hence at present it is admited that those assertions are wrong.

A few cases of persistency of nucleoli during mitosis until the metaphase have however been cited since 1931. In the cases studied (FERNANDES 1935, SATÔ 1936, RESENDE 1937 *a*) few cells appeared isolated and very exceptionally (1) in the normal tissues. A case cited by the writer (*l. c.* 1937, page 781) as supposed persistency of the nucleolus while anaphase is in progress, must be attributed to precocious formation rather than to persistency.

The persistency of nucleoli throughout meiosis in plants appears recorded on the first time by FRANKEL (1937). At the end of the prophase these nucleoli exhibit the peculiarity of disposing themselves close to the nuclear wall and for their cap-like appearance were called by FRANKEL «cap-nucleoli». LATTER (1926) also has noticed this kind of «cap-nucleoli» but she has not studied their behaviour. The nucleolar membrane being dissolved, the nucleoli assume their characteristic globu'ar shape.

---

(1) RAMANUJAN (1938) discribes another instance of normal persistance of the nucleoli during the mitosis in *Oryza*. But one may also apply ZIRKLE'S opinion to this case certainly.

Another case of nucleolar persistency during meiosis has been found by the writer in *Aloe saponaria* (fig. 1). Here, in the same manner as in mitoses (cf. RESENDE, *l. c.*, pag. 780), the nucleolus can be still detected between the chromosomes and the satellites.

Very little is known of the chemical composition of the nucleoli and its bearing on the physiology of the cell (cf. HEITZ 1931 *a*, pg. 775 and GEITLER 1934, pg. 134).

II. — RELATIONS BETWEEN SAT-CHOMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN HIGHER-PLANTS

Chromosomes were long commonly observed, but it was S. NAWASCHIN (1912) who first noticed in *Galtonia candicans* and *Muscari tenuiflorum* small chromatic bodies attached by fillaments to the ends of some chromosomes. S. NAWASCHIN named these chromatic bodies *satellites*. Later, satellites were found by several investigators in other plants. According to S. NAWASCHIN (1913), the satellites, *which in the interphase are joined to the nucleoli*, are picked up in the prophase by the «satellited-chromosomes». Later researches undertaken by several researchers have confirmed NAWASCHIN's observations at least partly (cf. RESENDE 1937 *a*, pg. 758).

The formation of the nucleoli was supposed by DE MOL (1927) to be related to the secondary constriction. Working unaware of DE MOL's researches, HEITZ (1931) discovered that during telophase in 14 species of *Angiosperm* and 3 of *Hepatica* the *nucleoli arise either around the fine threads connecting the satelites with the chromosomes or on the fine threads of the secondary constrictions.*

This discovery of HEITZ gives the explanation of the symmetric arrangement of the nucleoli in the sister nuclei (v. pg. 392). The fine threads of the satellites and the secondary constrictions are alike as regards cell physiology and also in being devoid or almost devoid of thymonucleinic acid *(Sine Acido Thymonucleinico)*. Having attention to those features, HEITZ called the chromosomes bearing satellites or secondary constrictions «SAT-chromosomes», an expression, which besides containing the initials of the

words *Sine Acido Thymonucleinico* is a shortening for «satellited-chromosome».

Because nucleoli are found in all plant-cells, HEITZ advanced the hypothesis, based on his onw works, that SAT-chromosomes may occur in all plants. Such a hypothesis can only be proved by research work covering a great number of species belonging to groups systematically related (family, genus, etc.) and also to species systematically distant. HEITZ (1931 *b*), whose researches extended over 33 species of *Vicia*, invariably found SAT-chromosomes. But the exceptional formation of «caryomeres» in *V. faba* and *V. monanthos* with nucleoli and with the absense of SAT-chromosomes led HEITZ to the conclusion: *if the* SAT-*chromosomes are present, they are responsible for the determinating of the number, the position and the size of the nucleoli; if the* SAT-*chromosomes are absent, the nucleoli are nevertheless formed.* Later investigators, undertaking the study of the relations between nucleoli and the chromosomes, came to results at variance to HEITZ's hypothesis:

a) Though nucleoli were present, DARLINGTON (1932) noted the absence of satellites and secondary constrictions during metaphase in *Agapanthus umbellatus* and *Kniphofia aloides.* Failing to see them also during metaphase, BRUUN (1932) concludes that satellites are absent in *Primula seclusa;* b) DERMEN (1933), studying plants of *Peonia, Yucca, Hepatica, Polystichum, Pinus, Calisia* and *Spirogyra,* finds that there is no correspondence between the number of SAT-chromosomes and the number of nucleoli and says: «The nucleolus is found to be originated on the surface of the chromosomes during telophase in the form of small globules, as VAN CAMP has shown, and not as a specific region of satellite-chromosomes as HEITZ believes»; c) DOUTRELIGNE (1933) gives an interesting account of the formation of the nucleolar substance around the chromosomes-ends in the shape of «massues» (= mace). DOUTRELIGNE comes to the assertion that the nucleolus results from the collecting of all the «massues». In the mechanism of the nucleolar formation the SAT-constrictions do not play any rôle, a fact which becomes evident in species where such

structures are absent, e. g. *Cucurbita pepo, Angelica sylvestris, Impatiens balsamina* and *Pastinaca sativa*; d) In *Limnanthes Douglasii* according to PROPACH (1934) the nucleoli are neither the same in number as the SAT-chromosomes nor can they deposit on the SAT-threads; e) In *Zea Mays* MC CLINTOCK (1934) confirmed HEITZ's hypothesis, or in other words, the normal deposition of the nucleoli on the SAT-thread of the chromosome 6, but she gives a new interpretation for this fact. By means of X-rays she was able to obtain a double translocation between chromosomes 6 and 9, the new chomosomes thus formed receiving according to MC CLINTOCK the names chromosome 6^9 and 9^6 (fig. 2). Chromosome 6^9 is formed mostly at the expense of chromosome 6 and two-thirds of the larger arm of chromosome 9. Chromosome 9^6 is formed by the remaining portion of chromosome 9 plus the satellite, the SAT-thread and the terminal part of the distal end of chromosome 6. The las tappears deep-staining. In the place where portions of the chromosomes 6 and 9 fuse together, *the resulting chromosome 6^9 shows a secondary constriction of new formation as can be concluded from fig. 2, pag. 297* MC CLINTOCK *l. c. and from a metaphase shown in fig. 11, l. c., pg. 303.* No mention is made by the authoress of this small SAT-constriction.

In her acount MC CLINTOCK gives a thorough study of the following chromosomic arrangements found in the male spores from a heterozygotic plant possessing chromosomes 6, 9, 6^9 and 9^6 (fig. 2):

I	.....	chromosome	6	and	9
II	.....	»	9^6	»	6^9
III	.....	»	9	»	6^9
IV	.....	»	6	»	9^6

Combination I is peculiar to the spores of normal constitution of *Zea Mays*. In it, only the nucleolus is formed between the «deep-staining knob» (distal end of chromosome 6) and the satellite. Two nucleoli of different size arise in combination II the larger of which lies on the constriction of chromosome 9^6 and the smaller *on the*

constriction of chromosome 6^9. Case III is characterised by the formation of only one nucleolus *on the constriction* of the chromosome 6^9. In IV two nucleoli of equal size are formed on the SAT-constriction and several «nucleolar--like-bodies» besides make their appearance along each chromosome of the whole set.

The sequence of events in cases I, II and III are in thorough agreement with HEITZ'S *results*, whereas in the light of the latter results, only the appearance of the additional «nucleolar-like-bodies» in case IV, besides the two nucleoli, already also expected, appears strange.

Nevertheless, according to MC CLINTOCK «the nucleolus is organized in telophase by an *enlarged morphologically distinct, deep-staining chromosomal body*» (1) *which she calls the « nucleolar-organizing-body »*. Did MC CLINTOCK accept this new explanation — 1 st hypothesis — because she does not recognize (!) the SAT-constriction of the chromosome 6^9? This body is the knob of the chromosome 6. The SAT-constrictions adjoining these bodies *have no primary importance whatever, its formation being only dependent on the formation of the nucleolus.* However such explanation cannot stand, as the combination 9^6 and 6^9 (II) shows that the larger nucleolus arises just on the smaller portion of the «org.-body» (2) (chromosome 9^6). Hence MC CLINTOCK was led to admit that the «org.-body» possesses a different functional capacity which decreases from its distal to the proximal end — 2 nd hypothesis —.

But in case III the only existing SAT-chromosome (6^9) gives rise to a large nucleolus and not to a small one as it is the case in combination II! Hence MC CLINTOCK mantains the hypothesis — 3 nd hypothesis — that the functionally smaller parts of the «org.-body» are restrainingly influenced by the parts which have functionally larger capacity. Thus chromosome 6^9 appears now as being free

---

(1) Underlined by the writer.

(2) The text assumes that the «org.-body» shortens the «Nucleolar-organizing-body».

from the inhibitory power of chromosome 9[6] which has a greater formative power.

Supported by her 3[nd] hypothesis, MC CLINTOCK explained the disappearance of the satellites of the chromosomic set of one of the hybrid parent related by M. NAWASCHIN (1934) as occurring in hybrids of *Crepis* — Differencial Amphiplastie —. According to her, such cases are due to the inhibitory power exercised by the «org-body» of the chromosomic set belonging to the other hydrid parent.

The single outstanding (according HEITZ's results) feature in combination IV is given by the appearance of the «nucleolar-like-bodies, besides the two nucleoli corresponding to the SAT-chromosomes. The explanation of this point we find by showing how these bodies appear. MC CLINTOCK has observed in *Zea Mays* that during anaphase a certain amount of substance «the expanded matrix substance» is discharged out of the chromosomes. This substance is definitely joined with the growing nucleolus. «Frequently, however, in young spores «nucleolar-like--bodies», believed to be accumulations of the expanded--matrix-substance and not jet true nucleoli, are observed distributed in the nucleus» (*l. c.* pg. 319).

These «nucleolar-like-bodies», which are evident in the young spores (combinations I, II and III) vanish gradually as the spores are entering maturation. In combination IV, however, «nucleolar-like-bodies» are already present in telophase and instead of disappearing after the spores are ripe, persist grouped with the nucleoli. Hence MC CLINTOCK comes to the conclusion that in combination IV the «org-bodies» failed to build up true nucleoli from the nucleolar substance derived from the chromosomes. It has been advanced that this insufficient activity of the «org-bodies» results from the absence in the chromosomic set of two-thirds of the larger portion in chromosome 9, *which bears the controlling genes of the functional activity of the org-bodies* — 4[nd] hypothesis —.

In her account, MC CLINTOCK shows another type of spores, results of GREIGHTON's experiments, in which a treatment by X-rays caused the «org-bodies» and the SAT-

-constriction disappear completly. The whole nucleolar substance becomes evenly distributed throughout the nucleus in the kind of «nucleolar-like-bodies», *no true nucleoli being present;*

f) LORBEER (1934), GOODSPEED (1934), MATSUURA (1935), FERNANDES (1936), UPCOTT (1936) and NANDI (1937) mention the existence of «nucleolar-chromosomes», which are «certainly» not SAT-chromosomes, in the species of *Frullania*

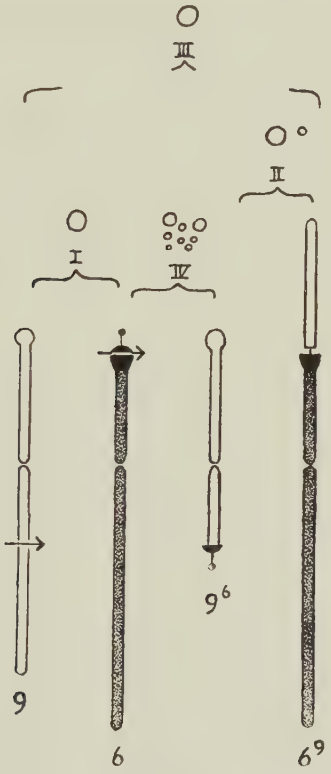


Fig. 2 — Sketchy representation of the four combinations of the chromosomes 6, 9, 6^9 and 9^6 in *Zea Mays*. After HEITZ, 1935, according to MC CLINTOCK's results.

dilatata, Nicotiana longiflora, Trillium Kamtschaticum, Narcissus bulbocodium var. *genuinus, Eremuros spectabilis* and in the seven varieties of *Oryza* respectively;

g) The variability in occurrence of the satellites has been also pointed out by workers whose aim was to seek

satellites in order to make exhaustive studies of the chromosomic set rather than to find out the connections between SAT-chromosomes and the nucleoli, as for instance: MC KAY (1931), who saw that out of 24 species of *Cucurbitaceae* satellites were present in one species only; only two out of 40 *Plantago*-species did not show satellites (MC CULLAGH 1934); in the *Parideae*, HAGA (1934) and STOW (1935) find that *Trillium* does not possess satellites; satellites were absent in nearly all the investigated species of the *Aloinae* (TAYLOR 1924, 1925, FERGUSON 1926, MARSHAK 1934, etc. — cf. RESENDE 1936*a*). Besides the above mentioned instances, many other writers have shown in their written accounts illustrations of chromosomic sets occasionally showing satellites; whereas in others they are not evident, no mention being hardly made, in the papers, of satellites. Hence it could be infered that in many investigated species satellites do not exist at all (cf. RESENDE 1937*a*).

* * *

The results arrived at by most of the above-mentioned investigators have already been criticised in a previous work (RESENDE 1937*a*). Careful observations have shown that the disagreements pointed out by DERMEN, PROPACH, MC KAY, MC CULLAGH, GOODSPEED, GEITLER, etc., in species they have studied, are only due to the defective methods of research used.

Besides, DARLINGTON and BRUUN have not proved the absence of SAT-constrictions, but rather the impossibility of their observation during metaphase. The difficulty of the observation of satellites in the metaphase has already been pointed out by HEITZ (1931) in *Vicia tenuifolia*, by WESTERGARD (1936) in *Mathiola incana*, by HEITZ and RESENDE (not published, cf. RESENDE 1937*a*) in *Pastinaca sativa*, by RESENDE (1937*b*) in two races of *Aloe Schlechterii* and by BHATIA (1938) in *Triticum*. Here satellites have been detected in the prophase in specimens of *Mathiola* (1), *Pastinaca*, *Triticum* and in the anaphase in plants of *Vicia* and *Aloe*.

(1) So in this plant KUHN (1938) was able to observe satellites in the metaphase but mentions the difficulties of this observation.

SATÔ (1937) holds that prophase is the best stage in *Aloinae* for observing satellites. To the writer the anaphase seems to be the best stage in order to secure the best observations of the SAT-constrictions. Henceforth we can assume that the metaphase is an unsuitable stage for the observation of these structures, although it was for GEITLER (1936) the only stage for observing clearly the SAT-constrictions of *Rhizoclonium IV.* As regards the other phases he says: «Die Trabanten sind unter besonders günstigen Umständen auch in der Anaphase sichtbar; dagegen ist es mir nicht gelungen, sie in der frühen Prophase oder im Ruhekern nachzuweisen». LEVAN (1936) observed satellites very easily in the division of gamophase of *Allium Schoenoprasum*, whereas in zigophase they can scarcely be noticed.

It must be recommended that the observation of satellites (= SAT-constrictions) must be extended to all the phases, so as to cover the most favourable stages, as the latter vary from plant to plant. Moreover it is necessary to recommend the use of suitable fixing and staining agents.

In many cases the satellites are very difficult to detect because they are either too small, thus escaping notice (cf. RESENDE 1936*a* and 1937*a*, SATÔ 1937*b* and KUHN 1938), or they are hidden by the other chromosomes of the chromosomic set or by the satellite-chromosome itself. Also the connection between the chromosome and the satellite may be responsible in certain phases, or in all, for the difficulty of its observation, even microscopically impossible sometimes. Sometimes the absolutly clear mitosis suitable for the numbering of the chromosomes are unfit for the ascertainement of satellites on account of the disposition of the chromosomes each to other.

These studies must stand on sound bases, as careless observations often lead to statements on the non-existence of satellites, which further observations of the same material by another worker prove to be incorrect (cf. RESENDE 1936 *a*, 1937 *a*).

* * *

As regards the observations of DOUTRELIGNE one must

emphaisize her accurate investigations of the way the nucleolar substance is formed around the chromosomes ends. This authoress observed at anaphases and even at the end of metaphases (mitosis) that the chromosomes present themselves (?) swollen at the tips, with the aspect of «massues» (mace). These «massues» are only detectable after staining; chromosomes with «massues» are not visible when nuclear reaction is used. With a view to determine whether this aspect was due to hydrolysis during the process of nuclear reaction, DOUTRELIGNE stained (1) her material after hydrolysis and found that the «massues» remained visible. From that she concluded that such formations were due to the accumulation of a non-chromatic, but nucleolar substance produced by the nuclei. However, she overlooked the way in which the nucleolar substance forms the true nucleoli DOUTRELIGNE's idea that the masses of nucleolar material aggregate themselves in order to form ultimately the nucleolus, is not right. In a previous work (HEITZ and RESENDE — 1937, unpublished —) we have studied two species already investigated by DOUTRELIGNE, viz. *Scandix Pecten-veneris* and *Pastinaca sativa* and there we pointed out that the nucleolar substance, or better the pre-nucleolar substance, accumulated (2) near the chromosomes *does not form nucleoli by mere accumulation. Nucleoli are already present, though minute in size, at the end of telophase, while those masses of pre-nucleolar substance are still visible; the nuclei then grow, very probable from these masses, which are very much larger than the nucleoli.* Moreover, there are in the nucleus certain fixed points where the nucleoli begin and finish their formation and these are the SAT-constrictions, a detail which DOUTRELIGNE also overlooked. The SAT-cons-

---

(1) DOUTRELIGNE used Benda, Regaud and Helly's fluids as fixatives and iron-haematoxylin and iodine green-acid fuchsin as stains.

(2) Following DERMEN's (1933) and MC CLINTOCK's (1934) hypothesis, according to which the nucleolar substance is formed from the matrix, almost every worker on this field has referred to the hypothesis as a matter of fact, although there has been no definite proof that it is so.

trictions are probably not only the place where the pre-nucleolar masses aggregate but also where they undergo chemical changes, which promote, by and by, the development of the true nucleoli. These are in fact of a material different from the pre-nucleolar one. The difference between the two substances — the nucleolar and the pre-nucleolar — is revealed by the following facts: *while the «massues», when fixed with* FLEMMING, *are not visible after the nuclear reaction, on the other hand, the nucleoli come out very clearly, «stained» brown yellow by the chromic acid.*

This pre-nucleolar substance, which DOUTRELIGNE rightly observed in every plant she studied, was also observed by other authors, although in a different way. VAN CAMP (1924); DERMEN (1933) who called them «nucleolar globules», MC CLINTOCK — «nucleolar like-bodies» — and NANDI (1937) — «nucleolus like globules» — (1). All these authors agree with DOUTRELIGNE that the nucleolus is «only a result of the agglomeration» of this nucleolar substance. NANDI (*l. c.*), however, already gives a hint that «the globules of the material derived from the matrix of the chromosomes do not appear to be transferred bodily to the young nucleolus at the nucleolar locus of one pair of chromosomes, but rather to be dissolved or chemically changed and afterwards reconstituted to contribute to the growth of the nucleolus».

But while DOUTRELIGNE, DERMEN and we also have all observed the pre-nucleolar formations on mitosis, MC CLINTOCK states that her «nucleolar-like-bodies» are only visible on *meiosis*. MC CLINTOCK considers that these «nucleolar--like-bodies» are drops of the accumulation of matrix

(1) The observation of the prenucleolar substance and its further condensation into nucleoli on the SAT-constrictions is the confirmation of an hypothesis formulated by HEITZ (1931*a* p. 398). HEITZ refers to the pre-nucleolar substance as the «n-substance» and to the true nucleoli as the «N-substance».

substance (1). According her, their appearance depends on the more or less rapid formation of the nucleoli. When the nucleolus is formed quickly, the substance of the matrix has not the time to accumulate itself, but goes directly to the nucleolus, as happens in the somatic divisions. The writer thinks that the observation or non-observation of the pre-nucleolar substance in drops, « massues », etc. depends on the material and may be in relation to the existence or non-existence of heterochromatic material in the nucleus.

* * *

Let us analize now in detail the results of MC CLINTOCK: According to this authoress the places near them the nucleoli are formed are *active entities (« organising-bodies») whose function is to congregate the nucleolar substance scattered on the nucleus and so to form the nucleoli.* Furthermore the activity of these bodies is commanded by genes localized on the chromosomes. However, if we compare combination III with combination IV (fig. 2), we find that MC CLINTOCK's interpretation is not logical. MC CLINTOCK interprets hyper-activity of that part of the «organising-body» in the 6^9 chromosome in combination III as the result of the absence of the «inhibitory power» exerted by the more active portion of the « organising-body », not present in these spores; but she does not mention the genetical importance that must have the presence of the attributed 2/3 of the larger branch of chromosome 9. On the contrary, in combination IV she attributes the hypo-activity of the «organising--bodies» to the «genetical deficiency» brought about by the absence of those 2/3 of the larger branch of chromosome 9, although she does not refer to the «inhibitory power» exerted by the «organising-body» of chromosome 6 on the 9^6 one, which, according to the very same hypothesis, ought

(1) FRANKEL (1937) in the meiosis of 23 species *of Fritillaria* mentions formations identical to these «nucleolar-like-bodies» which do not transform themselves in nucleoli, but disappear into the cytoplasm. This observation is very strange and needs confirmation.

to be less active than chromosome 6, because it possesses only one part of an «organising-body». What really happens is that there is not a sort of inhibition in combination IV, as in both the SAT-chromosomes equal nucleoli are formed (see fig. 2). This absence of «inhibitory power» between the «organising-bodies» in combination IV, and

Fig. 3. — *Aloe brevifolia* (var.?). This figure shows a positive correlation between the two SAT-threads in different mitosis. If the hypothesis of the «inhibitory power» was right, we must have observed a negative correlation. The nucleoli show also a different behaviour than was to expect according MC CLINTOCK's theory. (After RESENDE 1937*a*).

also the observation made by the present writer on *Aloe brevifolia* (var.?) (1), where the lack of inhibition is clearly demonstrated (s. fig. 3), seriously compromise the inhibition-hypothesis of MC CLINTOCK.

(1) This species is referred to *Aloe humilis* in a previous work (RESENDE 1937*a*); but see there the foot-note 2 on pag. 762 of the same paper.

Now, without the hypothesis of inhibitory power, considering again spore type 3 (= combination III) we see that it is not easy to admit there the existence of an «organising-body»; in fact, it is not probable that *this body deprived of its more active portion* — as far as we can judge from the results in combination II — *should organize the same or more* (1) *of the pre-nucleolar substance, than is organized by the whole «organising-body» in the normal chromosome set.*

What happens on spores of type 3 can only be explained by admitting *that the organisation of the nucleolus depends on the genes and that the «organising bodies» do not organize anything, play no active part in the phenomenon and even that there is not such a thing as the «organising-body».* Then one sees clearly what happens not only on combination III but also on combination IV, that is that the areas of the condensation of the nucleoli must be passive (collectors) and not active (organisers). It appears that the explanation may be expressed as follows: *combination III is able to organise all the nucleolar substance because it has no deficiency of the genes responsible for the organisation, or it has even a super-abundance of them; while, on the other hand, combination IV has a dificiency on that genetic region.* Although the condensation zones (SAT-constrictions) have a larger capacity of reception (not of formation!) in combination IV than in combination III, yet this last has enough capacity for condensing all the nucleolar substance that is normally supplied, while in the first, the genes (organisers) are disturbed and the capacity of reception cannot be used.

It is the author's opinion that, in the circumstances of our present knowledge, the mechanism of nucleolar condensation might be interpreted as follows: the regions of condensation of the nucleoli do not work actively, they are only points where the prenucleolar substance condenses itself into nucleolar substance proper. This phenomenon

(1) According to MC CLINTOCK it is «more» because this set has the normal set and moreover 2/3 of the larger branche of chromosome 9.

is genetically determined, and its verification is the great merit of MC CLINTOCK's work — (cf. also DARLINGTON 1937). The genes are the only entities responsible for the physiology of nucleolar condensation. The zones of condensation neither produce nor organise nucleolar substance; they only collect. *When mutilation occurs on a genetical zone the phenomenon of nucleolar formation is disturbed (type IV spore); when mutilation occurs on the body which* MC CLINTOCK *thinks to be the organiser (type III spore), nucleolar formation is achieved regularly.*

Now, there comes a question: are the regions of condensation of the «nucleolar chromosomes» (HEITZ, 1931 *a*) *always morphologically* distinct, that is, are they always SAT-constrictions? For high-plants, although the presence of SAT-chromosomes for all cases is very difficult to point out, it is very more difficult or even impossible to demonstrate their absence. SAT-chromosomes have been demonstrated in 38 species of *Thalictrum* (KUHN 1928), 33 of *Vicia* (HEITZ 1931 *b*), 108 of *Crepis* (BABCOCK and CAMERON 1934), 40 of *Plantago* (MC CULLAGH 1934 and RESENDE 1937 *a*), 20 of *Nicotiana* (GOODSPEED 1935 and RESENDE 1937 *a*) and 182 of *Aloinae* (RESENDE 1936 *a*, 1936 *b*, 1937 *a*, 1937 *b* and SATÔ 1937 *b*), besides a few more hundred of species scattered over other genera. After what we have said regarding the smallness of the satellites and the inconsistency of the statements on its absence (cf. RESENDE 1936 *a* and 1937 *a*), it does not seem safe to be too dogmatic about the absence of SAT-constrictions. Most authors prefer, when dealing with the subject, to say that SAT-constrictions were not seen: GEITLER (1936) states, regarding *Cladophora alpina*: «...Eine weitere Differenzierung, im besonderen ein Trabant ist an ihm nicht zu erkennen»; RAGHAWAN (1938) says: «I was not able to see the satellites in the prophases or metaphases chromosomes... probably owing to the smallness of the bodies and their delicate nature». NANDI (1937), on the other hand, a collaborator of GATES, affirms the non-existence of SAT-constrictions in the seven varieties of *Oryza* he has studied. But in the same year GATES corrects this statement in

the following words: «...the very minute satellite and its thread having become invisible».

In the work of MC CLINTOCK it is also clearly demonstrated that the presence of SAT-constrictions is necessary to the condensation of the nucleolar substance. If there are SAT-constrictions, the condensation of the nucleoli is achieved at these points (admitting that no genetic deficiency occurs). If there are no SAT-constrictions (spores of GREIGHTON) the nucleolar substance is not condensed at all. It remains scattered, *although there is no genetic deficiency.* This observation is very important and according to it one may conclude that it is only safe to state that *a certain chromosome set has no SAT-constrictions when instead of nucleoli we see only the nucleolar (or pre-nucleolar) substance scattered on the nucleus.* GREIGHTON observed only polen grains, but it would be interesting to determine whether or not a plant would be vital under these conditions.

* * *

MC CLINTOCK's views on the nucleolar formation were accepted without discussion by SHARP (1934), FERNANDES (1935, 36 and 37), SATÔ (1937), NANDI (1937), WOODS (1937), etc. (1).

MC CLINTOCK's theory, advanced for *Zea Mays* only, was held by SHARP in his text-book to be true not only for *Zea Mays* but also for all higher plants as well: «interesting is the *nucleolus-forming region,* which seems as a rule to be conspicuously developed in but one chromosome of a set». However, SHARP and other workers are at fault in disregarding the fact that if «the morphologically distinct deep-staining «chromosomal body» occurs in some plants, *it is not to be found at all in others;* e. g. HEITZ 1929, pag. 280, GEITLER 1936 pag. 555 and RESENDE 1937 pag. 781 mention the absence of «deep-stain-

(1) LATTER (1926), disciple of GATES, found as an inclusion-like body a deep-staining crystal body in reducing divisions, in material from *Lathyrus odoratus* which she named «nucleolar body». In certain stages, a connection between this body and the chromatic set was evident. Because it has in common the coloration, but only with the «org.-body» GATES (1937) thinks that it is identical with the «nucleolar-org.-body» of MC CLINTOCK.

ing bodies» in plants of *Cannabis, Melandrium, Silene, Papaver, Bryophyllum, Erythroxylon, Smyrnium, Primula, Phlomis, Nicctiana, Plantago, Centaurea, Leontopodium, Cladophora alpina* and *Aloinae*. Moreover no attention has been paid to the presence of the «deep-staining-bodies» in sections of the chromosome (fig. 4) (1) *where nucleolar condensation is operating on* SAT-*constrictions, which are far from those heterochromatic bodies* (2).

Fig. 4. — *Vicia faba*. One see that the deep-staining points are frequent on the chromosomes but *always far* of the points of the condensation of the nucleoli — SAT-constrictions — (After HEITZ 1928).

Besides, the well marked distinction, which is shown by the SAT-threads during metaphase and anaphase in almost all the plants examined up to now, is inconsistent with the process involved in the secondary formation (as MC CLINTOCK states elsewhere). Cases of variation of the SAT-thread in cells of the same individual which cannot be included in the curve of variation (3) are up to now referred to only by MC CLINTOCK, FERNANDES and SATÔ.

Normally the behaviour of the SAT-thread is following: in telophase the growth of the nucleolus causes the attached thread to become distended, thus remaining until the end of prophase; whereas the dissolution of the

---

(1) Cases found in some species of *Trillium* and *Cycadaceae* (RESENDE 1937a) are identical with these shown in fig. 4.

(2) All the authors in their references give to the deep-staining property of the «org.-body» the name heterochromatic. HEITZ (1935) comments in a foot-note at page 408: «MC CLINTOCK bezeichnet dieses Ende zwar nicht so, aber die Beschreibung sowie die Abbildungen sprechen dafür, dass es sich um nichts anderes als Heterochromatin handeln kann (vgl. auch LORBEER 1934)». But MC CLINTOCK 1934, p. 307) uses the expression «pycnotic» for deep-staining.

(3) In *Allium*, LEVAN (1936) also saw variations of the SAT-thread which he regarded has «abhängig vom Stadium und der Wechselnden Wirkung des Fixier mittels». But we can interpret these variations as chimerical tissues.

nucleolus causes the thread to return to its normal size and not to disappear (1).

No explanation has yet been found by the MC CLINTOK's school for the factors which cause the SAT-thread (= «secondary consequence of Nucleolus-formation») to acquire a *certain length* from prophase to the telophase instead of its thorough reduction! Moreover MC CLINT CK, was jet again forced to al.er one of her hypothesis — for the 2-spore type —

Fig. 5. — *Aloe sp.* Prophase with two SAT-chromosomes (black), a Lk- and a k-SAT-chromosome. Orig.

of the existence of a centre in the «org.-body» developing a higher activity *placed in a terminal position* (2): faced by the presence of satellites of variable size in races of *Zea Mays*,

---

(1) But the facts do not always occur as stated for all the cases. There have been observed cases in prophase (fig. 5 — SAT-chromosome) which may prove either the non-stretching of the thread during telophase or the moving of the nucleolus relatively to the constriction in interphase or prophase. This shows that *reliable information must be obtained from observations covering not only prophase but also other phases.* (cf. RESENDE 1937 a, pag. 759 and 795).

(2) It has been assumed that inversions and translocations are responsible for alterations in size of satellites found by NAWASCHIN and GERASSIMOWA (1936) and by the writer (1937 *b*) in *Crepis* and *Aloe* respectively, identical with those found by MC CLINTOCK.

It seems that a chimeric condition in the tissues brought about by some factor, unnoticed by GEITLER (1929), FERNANDES (1935), SATÔ (1937) and SINOTÔ (1937) accounts for the variation in size of the satellites in the same individual as reported by NAVASCHIN and GERASSIMOWA (1936) (cf. RESENDE 1937 *b*, pag. 133, foot-note).

MC CLINTOCK admits that the *variable position of the highest activity of this centre* — alteration of the 3rd hypothesis — accounts for that variation!

Faced by the uselessness of MC CLINTOCK's alteration of her 3nd hypothesis for *Narcissus*, FERNANDES constructed *another hypothesis*: «La région nucléologénique des chromosomes nucléolaires *ne possède pas un point de plus grande activité bien défini*» — 5rd hypothesis —. It is, after all, easy to see *how many hypotheses must be made and jet modified, in order to maintain the existence of an «organizing-body»!*

Summaring up the results of MC CLINTOCK's experiments, it must though be acknowledged that these results have contributed in a high degree to the knowledge about the relations between the SAT-chromosomes and the nucleoli:

a) *because they prove that translocations caused by X-rays can produce SAT-constrictions (vid. fig. 2, chromosome 6 [9]);*

b) *because they show a very real confirmation of the importance which have the SAT-constrictions for the nucleolar condensation; for if we do not pay due attention to a very small SAT-constriction (like this of chromosome 6[9]) looking for another explanation, we have to formulate several hypotheses, which are finally not according with the facts;*

c) *because they show the very probable demonstration that the physiology of the nucleolar condensation is determined genetically.*

III — SAT AND NON- SAT-CONSTRICTIONS

1 — In his work on *Narcissus*, FERNANDES (1936) refers to certain secondary constrictions unrelated to the nucleoli. FERNANDES sought to prove on such lack of relationship his opinion on the origin of the nucleoli. However, such strctures, noticed before by TAYLOR (1924), DELAUNAY (1929) and LEWITSKY (1931), have never been mistaken for the connections between the satellites and the chromosomes

at a time when nucleolar-chromosomes were unknown (cf. RESENDE 1937 a, pag. 780).

After 1931, these constrictions have been found in animals by HEITZ (1933), KAUFMANN (1934, 1937) and PROKOFYEVA (1935); besides by FERNANDES, in plants, by SATÔ (1936 and 1937) and by the writer (1937 *a* and *b*) who classified them as «Non-SAT-constrictions» (1).

Hence the constrictions in chromosomes can be distributed in three classes:

Primary constrictions
Secondary constrictions { SAT-constrictions / Non-SAT-constrictions

2 — *The nature of the SAT-thread* (2) *in higher-plants.*

Following FEULGEN's methods, HEITZ (1931 *a*) failed to detect Thymonukleinic acid in the threads of the SAT-constrictions. Even so, HEITZ is inclined to admit the existence of true chromatin in the threads: «bei der geringen Masse aus welcher die Fäden bestehen, ist es natürlich nicht möglich, ohne weiteres den Schluss zu ziehen, dass sie vollkommen frei von Thymonukleinsäure sind... wie dem auch sei, das charakteristische aller Chromosomen mit Fäden... ist zu mindestens äusserste Armut an eigentlichen Chromatin, an Thymonukleinsäure, gerade an der Stelle, an welcher die ebenfalls thymonukleinsäure freien Nucleolen entstehen». The small quantity of thymonucleic acid in the SAT-threads have not been met up to 1937 when the writer detected it: «...Dieses kommt aber selten vor und muss näher untersucht werde» (RESENDE 1937 *a*, pag. 764, foot-note). FEULGEN's methods followed by FERNANDES (1937) put the nuclear reaction in seven species of *Narcis-*

(1) In his account, GATES (1937) refers to the probability of the existence of two kinds of satellites: a bigger one to which is ascribed the rôle of connection with the nucleoli, and another, smaller, to which no connection with the latter is assigned. This assumption appears to be of no value and is probably based on hap-hazard facts without any meaning.

(2) It would be better to employ zone instead thread, but that word is already a usual expression for the SAT-zone.

sus, two of *Aloe* and in one of *Vicia* in evidence. Already the coloration taken up by SAT-threads stained by carmine in *Narcissus reflexus* caused FERNANDES (1936) to suspect the heterochromatic nature of the SAT-threads. At the same time, SCHAEDE (1937) noticed in *Galtonia candicans* the nuclear reaction in the SAT-threads, a fact which is at variance with the results from NEWTON's work. FERNANDES is perhaps right in believing that a good fixation is necessary to show small quantities of chromatic substance in the SAT-threads clearly. Later, GATES and PATHAK (1938) found the nuclear reaction in the SAT-threads of *Bromus*.

The knowledge of the longitudinal differenciation of the chromonemata shows, in agreement with HEITZ (1935), that the SAT-threads are perhaps fibrilles (cf. also BAUER 1935, KAUFMANN 1937, 1938 and PÄTAU 1937).

The authors are to now at variance as regards one spliting of the chromosomes during anaphase. In the *Aloinae*, the writer (1936 *a* and *b*, 1937 *a* and *b*) observed the presence of double SAT-threads in the anaphase. On the other hand, the longitudinal separation of the chromosomes is not to be detected.

GATES and PATHAK (1938) say also to have seen double SAT-threads during the anaphase in *Bromus*.

However, it must be pointed out that one can not quite decide whether the two observed threads correspond to the reallity or whether they show only the limits of a SAT-zone (s. pag. 412, foot-note 2). The writer thinks that the second explanation is more probable. It appear that the observation of two threads is only due to artefact.

IV — NUCLEAR ASYMMETRY (HIGHER-PLANTS)

1 — By asymmetric species or races are understood those in which one or more partners are not morphologically identical. In the first case, they are called monoasymmetric; in the second case, the writer includs the polyasymmetric races. Immediatly after the discovery of the satellites, s. NAWASCHIN (1912) reports a case in a race

of *Galtonia candicans* in which both SAT-chromosomes were morphologically distinct as regards the size of the satellites. Later many cases of nuclear asymmetry have been referred to in literature (vide list). The asymmetry may be caused by the satellites of both partners, thus establishing the distinction between the partners, or by differences between the arms of the chromosomes (cf. HUSKINS and SPIER 1934).

The absence of satellites in one of the partners, the differences in size of the satellites and of the SAT-thread, and the different position of the satellites in both partners, led to establish asymmetry in the satellites. The asymmetry in one pair of chromosomes gives rise, after the segregation of the chromosomes, to three different kinds of races, two of which are symmetric. The three races may or may not survive. Morphologically, the races can be distinguished when the phenotype is clearly affected by genes located in the satellites; otherwise, the races differ in caryotypes only. Races bi- or tri-asymmetric will give rise by segregation — if they survice — to nine, twenty seven, etc. kinds at least distinct in caryotypes (1).

Asymmetry may be originated by various causes:

a) The hybrid origin of the species, which may be responsible for all kinds of asymmetry shown in table I.

b) «Differential amphiplastie» also brought about by hybridation, and which may originate the sort of asymmetry characterised by the absence of satellites in one of the partners. The difference in length of the threads may probably be caused by differential amphiplastie (RESENDE 1937 *a*).

---

(1) In establishing such races, one must be aware of the possibility of incorrect observations mainly in those races in which the asymmetry arises from the lack of satellites, when such races were detected without the control of the nucleoli observation. Thus, according to PHILIP and HUSKINS (1931), the exceptional genetic behaviour of the «ever-sporting» race of *Mathiola incana* is cytologically regulated by the absence of a satellite. But later careful researches, conducted by CHEN (1934, 38) and WERTERGARD (1936), brought to evidence that such satellites escaped the observation of those workers. Too a case of asymmetry characterised by the difference in size of the satellites in both partners needs confirmation (cf. RESENDE 1937 *b*, pag. 122, foot-note 1).

TABLE

NUCLEAR ASYMMETRY WITH RESPECT TO THE SATELLITES

Monoasymmetric races

Species	One satellite lacking in one of the partners	Difference in size of the satellites in both partners	Difference in size of the SAT-threads in both partners	Different situation of the satellites 5)	Without phenotypic differences	With phenotypic differences	Researchers
Galtonia candicans		(+ +) (+ +)			"		S. Nawaschin (1912, 1913 and 1915) Newton (1925) Geitler (1929) Schaede (1937)
Muscari tenuiflorum	(+ −) (− −) 1)				"		S. Naw. (1913)
Leontodon autumnalis	(+ + + −) 2)	(+ +) (?) 2)			(?)		M. Naw. (1916) Meyer (1925) Bergman (1935)
Allium cepa	(+ −) (− −) 1)				"		Taylor (1925)
Hordeum distichum	(+ +) (+ −) (− −) 1)				"		Emme (1925)
Crepis dioscoridis		(+ +) (+ +) (+ ·)				Differences in the plantes' vigour. The vigour riduces with the diminution of the chromatin.	M. Naw. (1829) Medwedewa (1929) Senjaninova (1926)
Ranunculus acer	(+ −) (− −) 1)	(+ +) 3)			"		Sorokin (1927) Sveshnikova (1927)
Vicia picta	(+ −)						
Crepis tectorum	(+ −) (+ +)	(+ +)				The races, which have not satellites, or have minor ones, are less fertil.	M. Naw. (1933)
Petunia violacea	(+ −) (+ +)					The asymmetric race is labile.	Malinowski (1935)
Lycopersicum peruvianum		(+ +) (+ +) (+ +)			"		Lesley and Lesley (1935)
Picris echioides	(+ + + −)						Bergman (1935)
Aloe Thraskii		$\left(\frac{+}{+} + + +\right)$					Resende (1937 a)
» *parvispina*	(+ + + −)						»
» *arborescens var. natalensis*	(+ + + −)						»
» *brevifolia (var.?)* 4)			(+ +)				»
» *gracilis var. minima*	(+ + + −)						Satô (1937 b)
» *latifolia*	(+ + + −)						»
Haworthia caudata	(+ + + −)						»
» *cymbiformis*	(+ + + +) (+ + + −)				(?)		Resende (1937 a), Satô (1937 b)
» *kinzyô*	(+ + + −)						Satô (1937 b)
» *radula*	(+ + + −)						Resende (1937 a)
» *venosa*	(+ + + −)						»
Gasteria Amstrongii	(+ + + −)						Satô (1937 b)
Aloe Schlechteri	(+ + + −) (+ + + +)	(+ + + +) $\left(\frac{+}{+} + + +\right)$			(+ + + +)	One can not say anything about, because the plants are jet too young.	Resende (1937 b)
Paris hexaphylla	(+ −)	(+ +) (+ $\frac{+}{+}$)					Haga (1937)

Biasymmetric races

	Two satellites lacking—one in each partner of two pairs of homologous chromosomes	Researchers
Aloe vera var. chinensis	$\left(\frac{+}{+} + + -\right)$	Resende (1937 a)
Paris hexaphylla 6)		Haga (1937)

Obs. No mention is made in this list of species with *known* hybrid origin. + for satellite; — for absence of satellite. The difference in the size of the satellite and of the SAT-threads is marked by the difference in size of the + +.

1) Until further researches do not make it clear, the question that the satellites are absent in this species must be faced with reservation.

2) NAWASCHIN (1916) and MEYER (1925) came across an asymmetric race of *L. autummalis* in which both SAT-chromosomes carry satellites of different size. Another type of asymmetry — one satellite lacking in one of the partners of the SAT-chomosome — was found by BERGMAN (1935) in a race of the same species.

3) Both workers are at variance with respect to the type of asymmetry found; to one of the investigators the asymmetry is due to the absence of satellite, whereas the other researcher maintains that asymmetry comes from the enequal size of the both satellites.

4) As regards this variety the reader is referred to foot-note at page 13.

5) This kind of nuclear polymorphismus has only been referred up to the present in *Aloe Schlechterii*. In one of the five races studied one satellite changes from a distal to a proximal position. The question wether or not the chromosome carryng the proximal satellite is partner with one of the other 3 SAT-chromosomes can only be answered by the examination of the divisions of reduction.

6) In *Paris hexaphylla*, HAGA (1937) found a case of double asymmetry, but in a pair of chromosomes the asymmetry is not with respect to the satellites.

7) WOODS (1937) found a high degree of asymmetry in several varieties of *Tulipa*; however the available information and the illustration does not allow us to drow decisive conclusions.

c) Chromosomatic mutation (transformation, delection, translocation and shortening of the thread). All the asymmetries can be explained by these mutations (vide table I).

2 — *The use of the nuclear asymmetry to the study of the pre- and post-reduction.*

The study of the nuclear asymmetry has attracted more attention in animals than in plants (BRIEGER 1933) where works have been carried on only by HUSKINS and SPIER (1934) to the study of the pre- and post-reduction in *Triticum vulgare*, RESENDE (1936 *b*) in *Aloe mitriformis var. Comelinii* and HAGA (1937) in *Paris hexaphylla*. But having attention to the possibility of the occurrence of crossing-over in these bivalents, we can never assume more than the pre- or post-reduction of the heteromorphous segments (cf. RESENDE 1937 *a*, pag. 789).

V — SATELLITES AND SYSTEMATIC (HIGHER-PLANTS)

In spite of numerous works on the subject, thorough and careful studies on the satellites are found in literature covering all the studied species only of 4 groups: *Thalictrum* (KUHN), *Vicia* (HEITZ), *Crepis* (BABCOCK and CAMERON) and *Aloinae* (RESENDE). If in none of the just mentioned groups the satellites cannot afford systematic bases for distinguishing the taxonomic large groups (genus, section, sub-section, etc.), many species and varietes, however, can be characterised by their type of satellites (cf. HEITZ 1931 *b*, pag. 502, RESENDE 1937 *a*, pag. 781). Researches carried on on various individuals of *Aloe striata* (RESENDE 1937 *b*), where the SAT-type varies from individual to individual, lead us however to doubt any systematic value of the satellites.

VI — THE VALUE OF THE NUCLEOLI TO THE THOROUGH STUDY OF THE CHROMOSOMIC SET

HEITZ (1931 *a* and *b*), whose studies based on the number and position of the nucleoli, was able to study

accurately the satellites and the constrictions in the chrosomic set for each studied species. To the light of such works, the results arrived at by TAYLOR (1924) on *Aloe arborescens* and other sets of the genus *Vicia*, investigated before by SWESHNIKOVA (1927), were realized.

Based on the study of the respective nucleoli, KUHN (1934, 1938) and WESTERGARD (1936) were able to correct the results arrived at by HUSKINS and PHILLP (1931) on *Mathiola incana*.

Following the same procedure, SATÔ (1936) was able to modernise his previous interpretations drawn from *Scilla* and the writer (1937 *a* and *b)* established in many species the true chromosomic sets, thus correcting conclusions arrived at by previous workers (1).

VII -- THE NUCLEOLI OF THE LOWER PLANTS

Apart from the *Bryophyta*, the studies of nucleoli have been undertaken by GEITLER (1935, 1936) only, who carried on works on the behaviour of the nucleoli in *Actinophrys*, *Spirogyra* and *Cladophoraceae*. In several species of *Rhizoclonium*, fam. *Cladophoraceae*, the behaviour of the nucleoli is like that of the nucleoli of the higher plants; but there are other *Cladophoraceae* in which the nucleolus dissolves only partly and in others it does not dissolve at all: the quantity of the persistent nucleolar substance varies according to the cells and the plants, as for instance in *Cladophora glomerata*, whereas *Cladophora alpina* exhibits an absolute persistency.

In the last mentioned species, the lasting or non-lasting nucleoli appear always to be connected with certain chro-

(1) According to GATES (1937, pag. 983), a pair of satellites characterises the diploid set and he adds: «When more than one this is probably due to primary or secondary polyploidy»! Such assumption sounds baseless, if we take in account the fact that about one hundred species of diploid *Aloinae* and many diploid *Vicia* possess 4 SAT-chromosomes and diploid species of *Trillium* may have 8 SAT-chromosomes, etc.

mosomes, «nucleolar chromosomes», and in several species the SAT-constrictions are evident.

A different state of affairs happens in *Actinophrys* and *Spirogyra:* in the latter, if they are normal, the nucleoli are not connected with «nucleolar chromosomes» and in *Actinophrys* no normal nucleoli are formed at all.

It appears, as GEITLER believes, that the regular formation of the nucleoli in the SAT-constrictions is peculiar to a higher differenciation. In the *Protista* the nucleolar substance exhibits a gradual variation from a lasting diffused condition and probably «pre-nucleolar» until it is collected into, either persistent or not, nucleoli condensed in the SAT-constrictions as in higher plants.

B. DE OLIVEIRA (personal communication) found, in the rust *Aecidium ornithogaleum* Bubak, nucleoli on the whole similar to those represented in illustrations by GEITLER for the *Algae*. The difficulties encountered by those who attempts to study the chromosomes in such material does not help towards the solution of the problem of the connection between the nucleoli and the chromosomes. Recently LINDEGREN and RUMANN (1938) observed chromosomes in *Neurospora crassa* of whichs they say: « To judge the figures it can only be the question of SAT-chromosomes ».

VIII — THE SAT-CHROMOSOMES AND THE NUCLEOLI IN THE ANIMALS

Nucleolar studies in the animals still lag behind those in the plants. The relations between the nucleoli and the chromosomes have been already studied in detail in the Diptera: *Bibio* by HEITZ and BAUER (1933), *Drosophila* by HEITZ (1933*a*), KAUFMANN (1933, 1934, 1936, 1937 and 1938), BRIDGES (1935), BAUER (1936), TINIAKOV (1936), EMMENS (1937); *Simulium* by GEITLER (1934); *Chironomidae* by KING and BEAMS (1934), and BAUER (1935 and 1936). The study of mitoses and of chromosomes of the salivary glands as well, has revealed the existence of «nucleolar chromosomes» and in

the greater number of cases the SAT-constrictions can be observed (1).

Besides the Diptera, other studies have covered: in the *Amblystoma* (DEARING 1934); in the Protozoaria, *Zolleriella* (CHEN 1936) and *Merodinium* (PÄTAU 1937) (2). The last worker report to have seen SAT-chromosomes, though CHEN did not detect SAT-constriction, «die mit anderer Technik aber vielleicht auch noch nachgewiesen werden könnten» (BAUER 1937, pag. 2). PROKOFIEVA (1934) reported the evidence of SAT-chromosomes in *Salmo*.

FUELGEN'S reaction has revealed in animals, in the same way as in plants, small quantities of the chromatic substance in the SAT-threads (FROLOVA 1936, TINIANOV 1936, KAUFMANN 1937 and 1938).

The works by BAUER (1935) and KAUFMANN (1938) on the salivary glands and those by DEARING, *(l. c.)*, CHEN (*l. c.*) and PÄTAU (*l. c.*) on the mitosis, about the behaviour of the SAT-threads, have established the identity beteween the SAT-threads and the chromonemata.

LITERATURE CITED

ABELE, K., 1930 — *Protoplasma*, **10.**

BABCOCK, E. B. and D. R. CAMERON, 1934 — *Univ. California Publ. Agricult. Ac.*, **6.**

BAUER, H., 1935 — *Naturwiss.*, **23.**

—— 1936 — *Zool. Jb.*, **56**, H. 3.

—— 1937 — *Cytologie, Fortsch. d. Zool.*, **1.**

BERGMAN, B., 1935 — *Sv. bot. Tidsk.*, **20.**

BHATIA, G. S., 1938 — *Annals of Bot.*, vol. **2**, n.° 6.

(1) The existence of «nucleolar chromosomes» has not been always accepted in animals, in the same manner as in plants (cf. KAUFMANN 1938).

Other workers hold that the nucleoli, instead of arising in definite portions along the nucleolar chromosomes, are connected with the common chromocentre of the whole chromosomic set by a thread (FROLOVA 1936). However, later workers have proved the unsoundness of the above views (cf. KAUFMANN 1938) According to BAUER (1936) more nucleolar formative regions are found in the salivaries glands than in mitose of *Chironomidae*; some species do not also show morphological differentiation of the SAT-regions.

(2) PÄTAU has seen in the *Radiolaria* the persistency of the nucleoli, a fact also observed by GEITLER in the *Algae*.

BRIDGES, C. B., 1935 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
BRUUN, H. G., 1932 — *Symb. Bot. Upsal.*, **1**.
CHEN, T. T., 1936 — *Proc. nat. Acad. Sci. U. S. A.*, **22**.
DARLINGTON, C., 1932 — *Cytologia*, **4**.
—— 1937 — *Rec. Adv. Cyt. London.*
—— 1938 — *Nature*, **141**.
DEARING, W. H., 1934 — *J. Morph. a. Physiol.*, **56**.
DELAUNAY, L. N., 1929 — *Planta*, **7**.
DE LITARDIÈRE, R., 1921 — *Cellule*, **31**.
DE MOL, W. E., 1927 — *Beitrag. Biol. Pflanz*, **11**.
DEMBOWSKY, J., 1930 — *Bot. Arch.*, **28**.
—— and H. ZIEGENSPECK, 1928 — *Bot. Arch.*, **22**.
DE SMET, E., 1914 — *Cellule*, **29**.
DERMEN, H., 1933 — *J. Arnold Arboret.*, **14**.
DORTRELIGNE, J., 1933 — *Cellule*, **42**.
EMMENS, 1937 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
FERNANDES, A., 1935 — *Bol. Soc. Brot.*, II *S.*, **10**.
—— 1936 — *Bol. Soc. Brot.*, II *S.*, **11**.
—— 1937 — *Bol. Soc. Brot.*, II *S.*, **12**.
FRANKEL, O. H., 1937 — *Cytologia*, **8**.
FREW, P. and R. BOWEN, 1929 — *Quart. Journ. Mic. Sci.*, **73**.
FROLOVA, S. L., 1936 — *Biol. Journ.*, **5**.
—— 1938 — *Nature*, **141**.
GATES, R. R., 1937 *a* — *Cytologia*, Fujii Jub. II.
—— 1937 *b* — *Nature*, **140**.
—— and S. MENSINKAI, 1938 — *Nature*, **141**.
—— and TSCHESKOVA, 1938 — *Nature*, **142**.
—— and G. N. PATHAK, 1938 — *Nature*, **142**.
GEITLER, L., 1929 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **9**.
—— 1934 — *Gebs. Borntraeger, Berlin.*
—— 1936 — *Planta*, **25**.
GOODSPEED, H., 1934 — *Univ. Calif. Publ., Bot.*, **17**.
HAGA, T., 1934 — *J. Fac. Sc. Hok. imp. Univ.*, **5**.
HEITZ, E., 1929 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **47**.
—— 1931 *a* — *Planta*, **12**.
—— 1931 *b* *Planta*, **15**.
—— 1933 *a* — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **19**.
—— 1933 *b* — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **20**.
—— 1935 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **70**.
—— and H. BAUER, 1933 — *Zeit. f. Zellf. u. mic. Anat.*, **17**.
HUSKINS, C. L. and J. D. SPIER, 1934 — *Cytologia*, **5**.
KAUFMANN, B., 1934 — *J. Morph. a. physiol.*, **56**.
—— 1936 — *Science*, **83**.
—— 1937 — *Cytologia, Fujii Jub.* II.
—— 1938 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **28**.
KING, R. and H. BEAMS, 1934 — (cit. by KAUFMANN, 1938).

KUNH, E., 1928 — *Jahrb. Bot.*, **68.**
—— 1934 — *Ber. d. deutsch. Bot. Ges.*, **52.**
—— 1938 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **76.**
LATER, J., 1926 — *Ann. of. Bot.*, **40.**
LENOIR, M., 1922 — (cit. by ZIRKLE, 1931).
LESLEY, M. and J. LESLEY, 1935 — *Genetics*, **20.**
LEVAN, A., 1936 — *Hereditas*, **22.**
LEVITZKY, G. A., 1931 — *Bull. App. Bot. Gen. a. Pl. Breeding*, **27.**
LINDEGREN, C. C. and RUMANN, 1938 — *J. of Genetics*, **36.**
LORBEER, G., 1934 — *Jahrb. Bot.*, **80.**
MALINOWSKI, 1935 — *Genetics*, **20.**
MARTENS, P., 1925 — (cit. by ZIRKLE, 1931).
MATSUURA, H., 1935 — *Bot. & Zool.*, **3.**
MC CLINTOCK, B., 1934 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **21.**
MC CULLAGH, D., 1934 — *Genetica*, **16.**
MC KAY, J. W., 1931 — *Univ. Californ. Publ. Bot.*, **16.**
MEDWEDWA. G. B., 1929 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **10.**
MEYER, K., 1925 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **43.**
NANDI, H. K., 1937 — *Cytologia*, **8.**
NAWASCHIN, M., 1916 — *Journ. Soc. Bot. Russ.*, **1.**
—— 1926 — *Zeit. f Zellf. u. micr. Anat.*, **4.**
—— 1927 — *Zeitsch. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **6.**
—— 1933 — *Zeit. f. Abst. u. Vererb.*, **63.**
—— 1934 — *Cytologia*, **5.**
—— and GERASSIMOWA, 1936 — *Cytologia*, **7.**
NAWASCHIN, S., 1912 — (vid. S. NAW. 1927 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **45**
—— 1913 — (cit. by M. NAW, 1926).
—— 1915 — (» » » »).
PÄTAU, K., 1937 — *Cytologia, Fujii Jub.*, II.
PHILLP, J. and C. HUSKINS, 1931 — *Journ. Gen.*, **24.**
PROKOFYEVA, A, 1934, *Genetics*, **22.**
—— 1937 — *Cytologia*, **5.**
PROPACH, H., 1934 — *Zeitsch. Zellf. u. Mic. Anat.*, **21.**
RAGHAVAN, T., 1938 — *Cytologia*, **8.**
RAMANUJAN, S. 1938 — *An. of. Bot.*, II, N.º 5.
RESENDE, F., 1936 *a* — *Ber. d. d. Bot. Gesels.*, **54.**
—— 1936 *b* — *Planta*, **25.**
—— 1937 *a* — *Planta*, **26.**
—— 1937 *b* — *Bol. Soc. Brot.*, II S., **12.**
ROSEN, F., 1894 — (cit. by HEITZ, 1931 *a*).
SATÔ, D., 1936 — *Cytologia*, **7.**
—— 1937 *a* — *The bot. Mag.*, **51.**
—— 1937 *b* — *Cytologia, Fujii Jub.*, II.
SCHAEDE, R., 1928 — *Protoplasma*, **5.**
—— 1937 — *Ber. d. d. Bot. Gesellsch.*, **55.**
SHARP, L. W., 1934 — New York and London.

SENJANINOVA, M., 1926 — *Zeit. f. Zellf. u. micr. Anat.*, **3**.
SINOTÔ, Y., 1937 — *Cytologia, Fujii Jub.*
SOROKIN, H., 1927 — *Amer. J. Bot.*, **16**.
STOW, J., 1935 — *J. Fac. Sci. Hok. imp. Univ.*, **6**.
STRASBURGER, E., 1888 — *Jena.*
SWESCHNIKOVA, J., 1927 — *Bull. appl. Bot.*, **17**.
TAYLOR, W. R., 1929 — *Amer. J. Bot.*, **11**.
TINIAROV, G. G., 1936 — (cit. by KAUFMANN, 1938).
UPCOTT, 1936 — *Cytologia*, **7**.
VAN CAMP, G., 1924 — *Cellule*, **34**.
WESTERGARD, M., 1936 — *C. r. Lab. Carlsberg*, **21**.
WOODS, W., 1937 — *Amer. J. Bot.*, **24**.
YAMAHA, G. and Y. SINOTÔ, 1926 — *Bot. Mag.*, **39**.
ZIRKLE,, C., 1928 — *Bot. Gaz.*, **86**.
—— 1931 — *Cytologia*, **2**.

ADDENDUM

Some time after receiving this paper from the press, I came across a work by MATSUURA (*Cytologia*, **9**, n.° 1, 1938) on *Trillium kamtschaticum*. Here found MATSUURA that the «nucleolar chromosomes» are devoid of SAT-constrictions. Hence MATSUURA admits, in the flower-plants, that there are two types of nucleolar chromosomes: t. «terminal» (no SAT-constrictions) and «intersticial» (SAT--chromosomes).

MATSUURA holds that the «intersticial type» is derived from the «terminal type». For this meaning, he starts from these following principles: a) any chromosome may be a «nucleolar chromosome» (1); b) *Principle* of the «inhibitory power» by MC CLINTOCK. In the light of these assumptions, MATSUURA holds the view that translocations and inversions of terminal segments of «nucleolar chromosomes», belonging to the «terminal type», give rise to the SAT-constrictions («intersticial type»).

Such attempts by MATSUURA to inter-relate these two

(1) MATSUURA has based this conclusion on the occurrence of exceptional nucleoli in *Vicia* (HEITZ 1931 *b*), on spores of *Zea Mays* (GREIGTON 1934) and on observations — made by himself — of the same kind of nucleoli on micro--nuclei from *Trillium*, because all these nucleoli are formed *in nuclei* without SAT-chromosomes (!).

types of chromosomes are worthy attention. However, an *unusual procedure to generalize, starting from the particular case!*

According to MATSUURA (cf. pag. 69, *l. c.*), only five positive cases of «nucleolar chromosomes» without SAT-constrictions — «terminal type» — are known up to the present *(Frullania dillatata, Narcissus bulbocodium* var. *genuinus, Cladophora alpina, Eremurus spectabilis* and *Trillium kamtschaticum)* and two doubtful cases, whereas the «intersticial type» numbers by hundreds. Therefore it appears better to hold the opposite view (?!).

Hence the principles on which MATSUURA bases his theory have to be explanied:

a) MATSUURA does not comply with the meaning assigned to «nucleolar chromosomes» (HEITZ 1931 *a*). By «nucleolar chromosome» is always, since 1931, understood a chromosome which on *certain points* gives rise to nucleoli condensation. According to it, there is no nucleolar chromosome in the «caryomeres» of *Vicia* (HEITZ 1931 *b*), in the spores studied by GREIGHTON (1934) and in certain micronuclei of *Trillium* (MATSUURA 1938). The presence of nucleoli in these exceptional nuclei do not mean that the chromosomes seen belong to the «nucleolar chromosomes». Such *chromosomes with respect to their behaviour to the nucleoli are identical with the non-nucleolar chromosomes of the normal sets. The nucleolar substance is observed in those nuclei in a diffused or irregularly scattered appearance instead of collected in definite points along certain chromosomes.*

Therefore we cannot agree with MATSUURA, *who regards all chromosomes of a set, as «nucleolar chromosomes».*

b) MC CLINTOCK's hypothesis of the inhibitory action cannot be taken as a principle because it needs to be proved. Moreover, his hypothesis is only applied ed byMC CLINTOCK for two «Nucleolar chromosomes».

* * *

MATSUURA failing to find SAT-constrictions in *Trillium kamtschaticum* regards with doubt the existence of very

small satellites in *T. longiflorum* and *T. erectum* (RESENDE 1937 *a*) for following reasons:

a) *Very few workers*, from 1930 to 1937, have reported the existence of satellites in *Trillium;*

b) Lack of constancy in the occurrence of satellites;

c) Because the writer did not find correspondence between the number of satellites and that of the nucleoli;

d) Because «*exceptional cases*» proved the formation of nucleoli in sections along the chromosomes which are not SAT-constrictions.

Now following MATSUURA's way of criticism as regards the first point a) we can rightly hold that the discs of the chloroplasts are not discs but granules because only HEITZ has seen discs, which many other workers before ihm took as granules! Moreover, in the same way, we have to consider the results of DARLINGTON and LA COUR (1938) in *Paris polyphyla* dubiously, because they found a satellite on the distal end of the b- chromosome (even there the greatest satellite of *T. erectum* — S. RESENDE 1937 a — was seen) and many writers have never seen satellites on the that chromosome of *Paris.*

However, this and MATSUURA's suggestion, that the writer has mistaken the remainded of nucleolus for satellites, only can be cleared by examinations of slides and still is rendered unsound when my illustrations 22 *f* and *g* are compared with MATSUURA's photographs 5 *a* and 6 *a* (not with his drawings); furthermore, the different coloration taken up by the chromatic and by the nucleoli after the nuclear reaction (which has deserved from the writer the greatest care) in no way supports criticism.

b) If the too small satellites escaped observation in most mitoses, though they were sometimes observed, we must logically infer that in most mitoses, by some reason which made the observation difficult, they were not evident, but it can never be infered that they are not present (cf. KUHN 1938 in *Mathiola*).

Still less reasons c) and d) cannot disprove either the existence or non-existence of satellites. Like cases have

been reported by BAUER (1936) in animals with SAT-chromosomes.

MATSUURA (1938), SATÔ (1938, *Cytologia* **9,** 2/3) and SINOTÔ (1938, *Cytologia,* **9,** 2/3) found also in their objects cases similar with the case of *V. faba* (s. pag. 409, fig. 4), where the deep-staining points are far of the zones of the nucleolar-condensation.

ETUDE GENETIQUE DU PHENOMENE DE BULLER

par

A. QUINTANILHA

SOMMAIRE

	pag.
Introduction	425
a) Recherches de BULLER	427
b) Interprétations de RAWITSCHER et QUINTANILHA	431
c) Recherches de CHOW	434
d) Recherches de DICKSON	435
e) Recherches de NOBLE	438
f) Recherches de BROWN	439
g) Recherches de DODGE et SEAVER	439
Recherches personnelles	440
a) Les confrontations compatibles	442
1) Origine des noyaux diploïdisants	446
2) Sélection nucléaire et le mécanisme de la diploïdisation	449
3) Les facteurs d'incompatibilité et leurs rapports avec les facteurs de sexualité et de stérilité	454
b) Les confrontations incompatibles	459
1) Origine des noyaux diploïdisants	477
Résumé	481
Bibliographie	484

INTRODUCTION

En 1930, devant le Congrès International de Botanique, réuni à Cambridge, BULLER faisait une communication qui éveillait parmi les botanistes un grand intérêt. Il s'agissait de la possibilité de *diploïdisation* d'un mycélium primaire d'un Hyménomycète par un mycélium secondaire de la même espèce.

BENSAUDE avait découvert, une douzaine d'années auparavant (1917), que chez les Basidiomycètes, comme chez les Phycomycètes, il y avait des espèces hétérothalles.

Dans les cultures monospermes les mycéliums restaient indéfiniment stériles, dépourvus de boucles et de dicaryons, à l'état *primaire*. Pour obtenir des mycéliums *secondaires*, fertiles, pourvus d'anses et de dicaryons, il fallait croiser deux mycéliums primaires, exactement comme pour les espèces dioïques de Mousses. Peu après, les travaux de KNIEP (1920-22) nous apprenaient que chez les Hyménomycètes il y avait des espèces homothalles et hétérothalles; que dans ces dernières les unes étaient bipolaires, tandis que d'autres étaient tétrapolaires; que le *sexe* était ici un caractère purement physiologique, mais héréditaire. Une paire de facteurs mendéliens (Aa) en était responsable pour les espèces bipolaires, tandis que pour les tétrapolaires on était obligé d'admettre l'existence de deux paires de facteurs mendéliens (Aa, Bb), localisés sur deux paires différentes de chromosomes et donnant ainsi lieu, à la phase haploïde de chaque génération, aux quatre *groupes sexuels* — AB, ab, Ab, aB — compatibles deux à deux (AB + ab et Ab + aB).

Des centaines de tétrades analysées, par plusieurs génétistes, indépendamment les uns des autres, et sur des espèces différentes de Basidiomycètes, ont pleinement confirmé les hypothèses de KNIEP, immédiatement admises sans réserve.

Il n'y avait donc, dans les espèces bipolaires, à chaque génération, que deux groupes sexuels. Des combinaisons fertiles n'étaient possibles qu'entre des mycéliums de groupes différents; le premier dicaryon se formait par appariement de deux noyaux d'origine différente, chacun provenant d'un des deux mycéliums, *de sexe différent*, que l'on avait croisé; les deux noyaux qui fusionnaient dans la baside étaient les descendants du premier dicaryon formé et portaient l'un le facteur (A) l'autre le facteur (a). Après les deux divisions réductionnelles du noyau diploïde de la baside, deux spores recevaient des noyaux (A) et les deux autres des noyaux (a). Seules étaient compatibles et fertiles les confrontations entre mycéliums porteurs de facteurs différents de *sexualité*.

Pour les espèces tétrapolaires deux combinaisons diffé-

rentes d'haplontes étaient compatibles et fertiles (AB + ab et Ab + aB). Mais dans l'une et dans l'autre de ces deux confrontations le noyau diploïde de la baside avait toujours la même constitution génétique (Aa, Bb) et donnait lieu, dans la génération suivante, aux quatre mêmes *groupes sexuels* (AB, ab, Ab, aB).

a) *Recherches de* BULLER

Les recherches de BULLER menaient à des résultats tout à fait inattendus. D'après ses résultats, pour faire passer un mycélium primaire d'une espèce hétérothalle à l'état de mycélium secondaire, pour le *diploïdiser*, comme disait BULLER, il n'est pas indispensable de le confronter avec un autre mycélium primaire compatible; on obtient le même résultat en le confrontant avec un mycélium secondaire de la même espèce.

BULLER travaillait avec une espèce hétérothalle et tétrapolaire qu'il appelait *Coprinus lagopus* et qui est identique au *Coprinus fimetarius* Fr., étudié déjà par BENSAUDE, KNIEP, BRUNSWIK, OORT et nous-même. Le vrai *Coprinus lagopus* Fr. a été étudié par BRUNSWIK et ne fructifie pas en culture.

Or le botaniste canadien a pu vérifier que n'importe quel mycélium primaire (AB, p. ex.) peut être diploïdisé par confrontation avec un mycélium secondaire quelconque. S'il s'agit du mycélium secondaire (AB + ab) la confrontation (AB/AB + ab) est dite *compatible*, puisque un des noyaux du dicaryon (ab) est complémentaire des noyaux (AB) du mycélium primaire; si, au contraire, il s'agit du mycélium secondaire (Ab + aB) la confrontation (AB/Ab + aB) est dite *incompatible*, puisque chacun des deux noyaux du dicaryon a un facteur commun avec les noyaux du mycélium primaire.

Qu'il s'agisse d'une confrontation compatible ou incompatible, le mycélium qui vient d'être diploïdisé, sous l'action de l'inoculum secondaire, possède des anses normales, fructifie régulièrement et produit, dans la génération suivante, les quatre mêmes groupes (AB, ab, Ab, aB). Il faut donc admettre que le noyau diploïde de la baside a

une constitution génétique normale et provient de la fusion de deux noyaux haploïdes, ou bien (AB + ab), ou bien (Ab + aB).

Pour ce qui est des confrontations compatibles (ab/AB + ab, p. ex.) l'explication du phénomène n'est pas difficile. BULLER admet (Fig. 1) qu' une fois que les deux mycéliums,

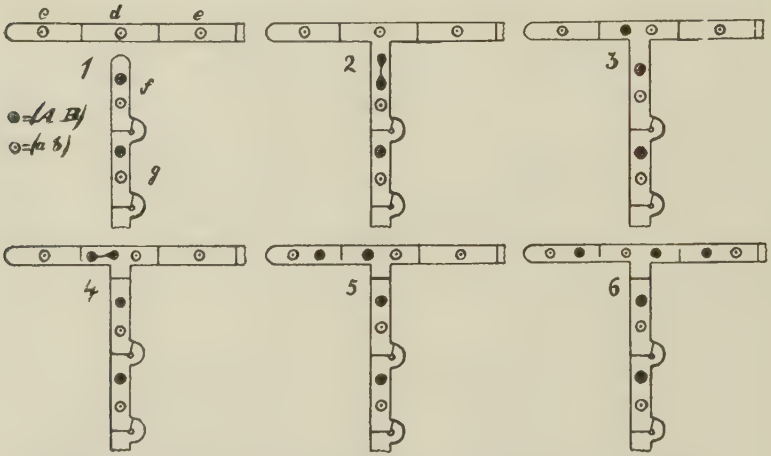


Fig. 1.— (Reproduction de la Fig. 148 de BULLER, 31, IV, p. 280). Diploïdisation d'un mycélium primaire (ab) par un mycélium secondaire compatible (AB + ab). BULLER admet qu'après l'anastomose (2), un noyau (AB) du mycélium secondaire se divise, indépendamment de son partenaire du dicaryon. A la suite de cette division non conjuguée, le mycélium secondaire fournirait un noyau (AB), lequel irait former, avec un noyau (ab) du mycélium primaire, le premier nouveau dicaryon (3). Le même phénomène se reproduirait, de proche en proche, sur le mycélium primaire (4, 5, 6), jusqu'à complète diploïdisation de celui-ci.

primaire et secondaire, se sont anastomosés, le noyau (AB) du dicaryon (AB + ab), compatible avec les noyaux du mycélium primaire (ab), mis en présence de ceux-ci, se divisera, indépendamment de son partenaire, et qu' un des noyaux-fils (AB) ira former le premier dicaryon avec un noyau (ab) du mycélium primaire. Le même procédé va se répéter maintenant pour chaque nouveau dicaryon ainsi formé; les cloisons cellulaires du mycélium primaire se résorberont partiellement pour laisser passer les noyaux qui procèdent à sa diploïdisation et, de proche

en proche, on verra apparaître des boucles tout autour du mycélium primaire, à partir du point de contact avec l'inoculum secondaire. L'hypothèse de BULLER, quoiqu'il n'ait pas réussi à la démontrer cytologiquement, a été généralement acceptée.

L'explication des confrontations incompatibles est beaucoup plus difficile. BULLER a pu se rendre compte que celles-ci se produisent beaucoup moins régulièrement que les confrontations compatibles. Dans certains cas, le mycélium primaire n'est pas diploïdisé; quand la diploïdisation réussit elle progresse plus lentement que dans le cas des confrontations compatibles et le mycélium primaire, au lieu de se transformer progressivement en mycélium secondaire, à partir du point de contact avec l'inoculum, se présente, au contraire, comme tacheté, tout autour, de régions pourvues de boucles, plus ou moins éloignées les unes des autres.

Dans un seul cas BULLER a pu procéder à l'analyse de la descendance d'un mycélium ainsi diploïdisé. Il s'agissait d'une confrontation (Ab/AB + ab). Après la diploïdisation de (Ab) l'auteur prit un petit morceau du mycélium devenu secondaire, dans la région la plus éloignée du point de contact avec l'inoculum (AB + ab), le repiqua et le fit fructifier. De dix cultures monospermes isolées d'un carpophore, trois avaient la constitution (AB), trois (ab), deux (Ab) et une (aB). La dixième culture a donné une réaction positive avec les quatre tests; BULLER qui a été obligé d'interrompre ses recherches, n'a pas pu suivre cette dernière culture, pour vérifier s'il s'agissait bien d'une double mutation, ni faire l'analyse d'autres confrontations incompatibles.

Malgré le nombre extrêmement réduit de fructifications et de spores analysées, BULLER se rend bien compte qu'il est en présence d'un phénomène étrange et inattendu. En effet, si dans la descendance de cette fructification les quatre groupes sexuels sont représentés, c'est que les noyaux diploïdes des basides possédaient les deux paires de facteurs (Aa, Bb). Ils doivent donc être le résultat d'une

des deux combinaisons possibles — (AB + ab) ou (Ab + aB).

S'il s'agissait d'une «copulation illégitime» entre un noyau du mycélium primaire (Ab) et un autre noyau, venu du mycélium secondaire (AB ou ab), la fructification obtenue ne pourrait engendrer, dans chaque cas, que deux groupes différents de spores, (Ab) et (AB), dans un cas, (Ab) et (ab) dans l'autre. Et porquoi ces copulations illégitimes se produiraient-elles par confrontation de (Ab) avec (AB + ab), alors que les deux mycéliums primaires (AB) et (ab), qui avaient produit par croisement le mycélium secondaire (AB + ab), *étaient toujours, l'un et l'autre, incapables de diploïdiser le mycélium (Ab)?*

BULLER ne cache pas sa perplexité devant ces résultats surprenants. Il est enclin à croire que dans les confrontations incompatibles, comme dans les compatibles, un des noyaux qui fusionnent dans la baside doit provenir du mycélium primaire qui vient d'être diploïdisé. Dans l'exemple cité (Ab/AB + ab), un des noyaux haploïdes de la baside serait donc (Ab); et, comme le noyau diploïde doit avoir la constitution (Aa, Bb), l'autre partenaire ne peut être que (aB). Mais d'où sort-il donc ce noyau (aB) qui n'existait ni dans le mycélium primaire, ni dans le mycélium secondaire?

BULLER (31, p. 252) émet deux hypothèses pour expliquer l'origine de ce noyau (aB). Ou bien «somehow or other, as a result of placing the diploid inoculum (AB) + (ab) in contact with the haploid mycelium (Ab), a nucleus (aB) come into existence and thus, after division, provided mates for the (Ab) nuclei in the (Ab) mycelium. Did a nucleus (AB) or a nucleus (ab) of the inoculum alter one of its factors so as to become a nucleus (aB)? Or, to meet the emergency when the haploid and diploid mycelia fused, did the (AB) and (ab) nuclei of some conjugate pair in the diploid mycelium fuse together and the fusion nucleus then undergo a reduction division or reduction divisions to produce the four types of nuclei (AB), (ab), (Ab) and (aB) so that a nucleus (aB) could pass into the large haploid mycelium?»

Mais on comprend aisément qu'il ne soit guère satisfait d'aucune de ces deux hypothèses. Des caryogamies extrabasidiales, suivies de réduction chromatique, dans les hyphes végétatives d'un mycélium, n'ont jamais été observées et lui paraissent hautement improbables. Pour ce qui est de l'hypothèse d'une mutation, de (A) en (a) dans un noyau (AB), ou de (b) en (B) dans un noyau (ab), l'auteur se limite à la présenter comme une possibilité d'explication et attend que de nouvelles expériences viennent la confirmer ou l'infirmer.

b) *Interprétations de* RAWITSCHER *et* QUINTANILHA

En 1933 RAWITSCHER (33) et QUINTANILHA (33) s'occupent simultanément de la discussion et de l'interprétation des expériences de BULLER.

Dans le résumé critique pour le «Zeitschrift für Botanik», RAWITSCHER accepte l'interprétation de BULLER pour les confrontations compatibles; mais en propose une autre pour les confrontations incompatibles. D'après lui, dans la confrontation (Ab/AB + ab), p. ex., les noyaux (Ab) du mycélium primaire n'interviennent pas dans la formation des dicaryons. Ce sont les deux noyaux (AB) et (ab), venus de l'inoculum secondaire, qui se multiplient dans les hyphes du mycélium primaire, en traversent les cloisons partiellement résorbées, jusqu'à atteindre les extrémités des filaments. Le mycélium secondaire fournit les dicaryons tout prêts, le mycélium primaire leur offre ses hyphes et son plasme, tandis que probablement ses noyaux dégénèrent et, en tout cas, n'interviennent pas dans la formation des basides.

QUINTANILHA (33) accepte aussi l'explication de BULLER pour les confrontations compatibles. A propos des confrontations incompatibles il rappelle des expériences de BRUNSWIK (24, p. 74), effectuées sur le même *Coprinus fimetarius* Fr., et qui, elles aussi, n'avaient pas obtenu une explication satisfaisante.

BRUNSWIK ensemença ensemble trois mycéliums primaires compatibles, soit (AB), (A_1 B_1), (A_2 B_2). A côté des fructifications attendues, résultant du croisement des trois

haplontes deux à deux, il en a obtenu d'autres, absolument inattendues, mais toujours concordantes dans leurs résultats. Trois de ces carpophores ont révélé, dans l'analyse de leur descendance, les quatre groupes d'haplontes (A_1 B_1), (A_2 B), (A_2 B_1) et (A_1 B). Ils ont du être produits par des basides de constitution (A_1 A_2, BB_1) et être le résultat d'une de ces deux combinaisons (A_1 B_1 $\times$ A_2 B) ou (A_1 B $\times$ A_2 B_1).

Or BRUNSWIK savait très bien que dans sa culture il n'y avait, au commencement, que les trois mycéliums ensemencés (AB), (A_1 B_1) et (A_2 B_2). Comment aurait-il pu se former ce nouveau mycélium (A_2 B), nécessaire au croisement hypothétique (A_1 B_1 $\times$ A_2 B), ou les deux mycéliums qui doivent intervenir dans le croisement de la deuxième hypothèse (A_1 B $\times$ A_2 B_1)?

BRUNSWIK émet trois hypothèses pour expliquer ces résultats, mais déclare aussitôt qu'aucune d'elles ne le satisfait:

1.ᵉ Caryogamie extrabasidiale, entre (AB) et (A_2 B_2), p. ex., suivie de réduction chromatique et production du noyau nécessaire (A_2 B).

2.ᵉ Mutation de (A) en (A_2), p. ex., dans un noyau (AB).

3.ᵉ Formation de fructifications triploïdes (AA_1 A_2, BB_1 B_2) avec réduction anormale dans les basides.

BRUNSWIK, lui-même, et KNIEP (28, p. 421), quelques années plus tard, considèrent comme très improbable chacune de ces trois hypothèses; l'un et l'autre estiment que de nouvelles expériences sont nécessaires avant que l'on puisse essayer une explication théorique du phénomène.

QUINTANILHA (33, p. 90) trouve de grandes analogies entre les résultats de BULLER et ceux de BRUNSWIK.

En effet, BULLER dans une confrontation illégitime, (Ab/AB + ab p. ex.), obtient, à partir du mycélium diploïdisé, des fructifications dont les basides doivent avoir des noyaux diploïdes de constitution (Aa, Bb). Si l'on admet que l'un des deux noyaux qui ont fusionné dans la baside était un noyau du mycélium primaire (Ab), son partenaire ne pouvait être que (aB). On est ainsi amené à la conclu-

sion suivante: quand un dicaryon (AB + ab) se trouve en face d'un noyau haploïde (Ab), incompatible avec les deux partenaires du dicaryon, un nouveau noyau (aB) peut prendre naissance, soit au dépens de l'un ou de l'autre, ou plutôt des deux noyaux du dicaryon. La collaboration des deux noyaux du dicaryon, (AB) et (ab), pour la production du nouveau noyau (aB), est d'autant plus vraisemblable que, séparés les uns des autres, dans les mycéliums primaires dont le croisement a engendré le mycélium secondaire (AB + ab), chacun de ces deux types de noyaux, (AB) et (ab), s'est toujours montré incapable de diploïdiser le mycélium (Ab).

Dans les expériences de BRUNSWIK on peut très bien admettre que, par croisement de (AB) avec (A_2 B_2), un mycélium secondaire (AB + A_2 B_2) a été formé. Celui-ci se trouvant en face des hyphes du mycélium primaire A_1 B_1 a opéré sa diploïdisation comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible de BULLER.

$$A_1\ B_1 / AB + A_2\ B_2 \rightarrow A_1\ B_1 + A_2\ B.$$

Ici encore on serait également amené à admettre que, quand un dicaryon (AB + A_2 B_2) se trouve en présence d'un noyau haploïde (A_1 B_1), un nouveau noyau (A_2 B) peut prendre naissance au dépens des deux noyaux du dicaryon.

La seule différence importante est que dans le cas de BULLER les noyaux du dicaryon sont, tous les deux, incompatibles avec les noyaux du mycélium primaire; tandis que dans le cas de BRUNSWIK il n'y a pas d'incompatibilité. Mais QUINTANILHA ne considère pas cette difficulté comme insurmontable et admet que, malgré l'absence de facteurs communs de stérilité entre plusieurs noyaux différents, le degré d'affinité entre eux peut être plus ou moins grand pour les differentes combinaisons (1). S'il en est ainsi on serait en présence de phénomènes de même nature et on doit chercher pour les deux cas une explication commune.

QUINTANILHA remarque que le nouveau noyau formé

(1) Nous verrons plus loin que l'expérience a pleinement confirmé les prévisions purement théoriques de QUINTANILHA.

dans le cas d'une confrontation incompatible de BULLER (Ab/AB + ab, p. ex.) doit avoir la constitution (aB). C'est à dire qu'il possède deux facteurs qui existaient déjà tous les deux dans les deux noyaux du mycélium secondaire, quoique séparés, chacun dans son noyau. Au lieu d'admettre une mutation, *sur commande et sur mesure*, de (A) p. ex. en (a), il croit beaucoup plus simple l'hypothèse d'un échange de chromosomes pendant une division conjuguée du dicaryon, en présence et sous l'influence d'un noyau incompatible du mycélium primaire.

QUINTANILHA n'a pas eu connaissance du résumé critique de RAWITSCHER, publié un peu plus tard que son travail. L'hypothèse du botaniste allemand lui a paru assez séduisante, assez probable et il s'est proposé de trouver le moyen de vérifier expérimentalement lequel des deux avait raison.

c) *Recherches de* CHOW

C'est CHOW (34), élève de DANGEARD, qui fut le premier à s'occuper de la vérification expérimentale des résultats de BULLER. D'après l'auteur, le Coprin qu'il appelle *C. lagopus*, serait le même que celui de BULLER et identique, d'autre part, à celui qui a été étudié sous le nom de *Coprinus fimetarius*, par BENSAUDE, KNIEP, BRUNSWIK, OORT et QUINTANILHA. Ce n'est que sous la plus grande réserve, et sous la responsabilité de l'auteur, que nous donnons cette identification. Le Coprin de CHOW fructifiait très facilement en cultures monospermes, comme celui de BULLER, KNIEP, BRUNSWIK, etc. L'étude cytologique d'une de ces fructifications monospermes, *obtenue sur un mycélium dépourvu de boucles, a montré des basides ou*, d'après l'auteur, *il y aurait une caryogamie suivie de réduction* (!) Or l'espèce étudiée par BENSAUDE et QUINTANILHA ne fructifie pas en cultures monospermes. Nous avons démontré (35) que, dans la seule exception trouvée à cette règle, il s'agissait bien d'une mutation et que les fructifications obtenues étaient haploparthénogénétiques.

Mais quelle que soit l'espèce étudiée par CHOW, il a pu vérifier les résultats de BULLER. Il a en outre réussi l'analyse de la descendance du mycélium diploïdisé de quatre

confrontations incompatibles différentes: (AB/Ab + aB), (ab/Ab + aB), (Ab/AB + ab) et (aB/AB + ab). L'auteur n'a pas procédé à l'analyse de tétrades; il a isolé 10 spores de chaque fructification et croisé les mycéliums obtenus avec les tests. Dans chaque cas les quatre *groupes sexuels* étaient représentés dans la descendance. Un seul mycélium primaire, de la descendance de (Ab/AB + ab), a fait exception et a donné une réaction positive avec les quatre tests, exactement comme dans le cas de BULLER. Il s'agirait, d'après CHOW, d'une double mutation, disons de (AB) en (A' B'). L'analyse de deux croisements du mutant avec deux tests, aurait confirmé l'existence des deux nouveaux facteurs (A' et B').

CHOW, sans avoir connaissance de l'hypothèse de RAWITSCHER, déjà publiée à cette époque, propose la même explication. Pour lui aussi les deux noyaux qui vont fusionner dans la baside d'un carpophore de confrontation incompatible sont ceux des dicaryons du mycélium secondaire diploïdisant.

Dans un appendice, ajouté pendant l'impression du travail, CHOW discute l'hypothèse de QUINTANILHA, dont il vient d'avoir connaissance, et qu'il tient pour invraisemblable. A l'appui de son explication, l'auteur présente des figures où l'on verrait, avec un peu de bonne volonté, l'entrée des noyaux conjugués d'un thalle secondaire dans un mycélium primaire incompatible, leur propagation et la dégénérescence des noyaux du thalle primaire.

d) *Recherches de* DICKSON

DICKSON (34, 35, 36 a, 36 b), élève d' OLIVER, s'occupe lui aussi, du Phénomène de BULLER. Comme matériel d'étude DICKSON a utilisé deux espèces de Coprins: *C. sphaerosporus* Dickson, espèce nouvelle, et *C. macrorhizus* (Pers.) Rea. Il s'agit de deux espèces hétérothalles, dont les mycéliums secondaires sont pourvus d'anses d'anastomose; la première serait bipolaire, la deuxième tétrapolaire.

Dans une espèce bipolaire il n'y a que confrontations compatibles (A/A + a). L'auteur a constaté la diploïdisation d'un mycélium primaire par un inoculum secondaire.

Le mycélium primaire peut être diploïdisé, d'une façon régulière et progressive, à partir du point de contact avec l' inoculum secondaire, ou montrer, dès le commencement, plusieurs taches de mycélium secondaire tout autour de sa périphérie, comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible de BULLER.

DICKSON se demande quelle est l'origine des nouveaux dicaryons (A + a) formés sur le mycélium primaire. Seraient-ce les dicaryons venus du mycélium secondaire, comme le prétend RAWITSCHER? Ou plutôt le produit de l'appariement de noyaux du mycélium primaire [A] avec des noyaux (a) venus du mycélium secondaire? Et, dans cette dernière hypothèse, d'où vient ce noyau (a)? De la dissociation d'un dicaryon (A + a)? D'une division non conjuguée de (a), dans un dicaryon (A + a) du mycélium secondaire, de sorte que, pendant que le dicaryon primitif se reforme, un nouveau dicaryon est engendré par association de (a) avec un noyau [A] dum ycélium primaire, selon la formule

$$[A]/A + a \rightarrow [A]/A + a + a \rightarrow ([A] + a) + (A + a)$$

comme le prétendait BULLER? Ou, finalement, ce noyau (a) serait-il tout simplement un noyau non apparié de l'inoculum (A + a), resté sans partenaire, dans un mycélium (a), par insuffisance de noyaux (A), venus de l'haplonte (A), au moment où celui-ci a diploïdisé le mycélium (a)?

Pour trouver la solution du problème, l'auteur se propose de *marquer* les noyaux avec des facteurs qui permettent de les suivre, ce qui est une idée très ingénieuse. Seulement il aurait fallut démontrer auparavant qu'il s'agit bien de caractères héréditaires, s'ils sont transmis par le plasme ou par le noyau, et combien de paires de facteurs, indépendants ou accouplés, sont responsables des caractères étudiés. Le type morphologique de chaque haplonte ainsi que son rythme de croissance à des températures données, sont considérés comme des caractères héréditaires et l'auteur en rend responsables plusieurs paires de facteurs mendelliens. «Owing to numerous fac-

tors segregating out in each cross and to their interaction in the relatively undifferentiated mycelium, it has not been possible to estimate the number of factors involved or to say which factors are the allelomorphs of one another» (35, p. 203).

A notre avis les données de DICKSON ne permettent pas d'affirmer que les caractères étudiés sont héréditaires, ni surtout qu'il y ait des facteurs mendelliens qui en sont responsables. Il est bien probable qu'il en soit ainsi, mais ce n'est pas démontré.

En partant de cette hypothèse DICKSON étudie la descendance de carpophores obtenus sur les mycéliums diploïdisés et arrive aux conclusions suivantes:

Dans une confrontation ($|\underline{A}|/A+a$) il y a, sur le mycélium diploïdisé, deux sortes de dicaryons; les uns ($A+a$) viennent de l'inoculum secondaire, les autres ($|\underline{A}| + a$) se forment par association d'un noyau $\underline{A}$ du mycélium primaire avec un noyau (a) venu du mycélium secondaire. Ce noyau (a) ne proviendrait pas de la dissociation d'un dicaryon, ni d'une division non conjuguée de ($A+a$), mais serait, très probablement, un noyau non apparié, resté sans partenaire dans le mycélium secondaire ($A+a$) au moment de sa formation. D'autre part, le mycélium secondaire diploïdisant ($A+a$) reçoit lui-même des noyaux $|\underline{A}|$ du mycélium primaire; après la *rediploïdisation* de l'inoculum secondaire, celui-ci aura aussi deux types de dicaryons ($A+a$) et ($|\underline{A}|+a$), exactement comme le mycélium primaire, quoique dans des proportions différentes.

DICKSON a répété ses expériences de diploïdisation avec une espèce tétrapolaire *Cropinus macrorhizus*. Ici, qu'il s'agisse d'une confrontation compatible ou incompatible, le mycélium primaire est toujours diploïdisé. Mais les deux types de diploïdisation décrits par BULLER, progressif et régulier pour les confrontations compatibles, irrégulier et tacheté pour les incompatibles, se trouvent ici aussi bien dans les unes que dans les autres.

La technique employée est la même que pour *C. sphaerosporus:* marquer les noyaux avec des gènes qui permet-

tent de les suivre, des gènes que l'auteur croit responsables du type morphologique et du rythme de croissance de ses haplontes. Quoique les spores de ces deux espèces germent très bien, DICKSON n'a pas procédé à l'analyse de tétrades, ce qui aurait facilité énormément l'étude du mécanisme de l'hérédité des caractères en question. De sorte que les mêmes objections, présentées à propos de *C. sphaerosporus*, reviennent ici à notre esprit. On est *peut-être* en présence de caractères héréditaires, mais les reche ches de l'auteur ne permettent aucune conclusion sur le mécanisme de la transmission de ces caractères.

DICKSON arrive ici à des conclusions pareilles à celles qu'il a présentées à propos de *C. sphaerosporus*.

Dans une confrontation compatible ($\boxed{aB}$/aB + Ab) il y aurait sur le mycélium diploïdisé, deux types de dicaryons ; les uns (aB + Ab) seraient venus du mycélium secondaire, les autres se formeraient par association d'un noyau du mycélium primaire $\boxed{aB}$ avec un autre (Ab) originaire du mycélium secondaire. Donc deux types de basides sur chaque carpophore obtenu (aB + Ab et $\boxed{aB}$ + Ab), avec les mêmes facteurs de *sexualité* (Aa, Bb), mais différents pour ce qui est des facteurs responsables du type morphologique et du rythme de croissance.

Pour les confrontations incompatibles ($\boxed{Ab}$/AB + ab) DICKSON admet que, dans les carpophores développés sur le mycélium diploïdisé, il y a aussi deux types de basides ; les unes, apogamiques, auraient reçu leur seul noyau $\boxed{Ab}$ du mycélium primaire ; les autres, sexuées, posséderaient des dicaryons (AB + ab) venus directement du mycélium secondaire.

Dans un cas comme dans l'autre une analyse de tétrades aurait permit à l'auteur, avec la plus grande simplicité, de vérifier ses hypothèses.

e) *Recherches de* NOBLE

NOBLE (37) étudie le Phénomène de BULLER chez *Typhula Trifolii*, espèce hétérothalle dont la polarité n'a pas pu être établie. Les mycéliums primaires sont diploïdisés par des mycéliums secondaires. L'étude cytologique de ces

diploïdisations a amené l'auteur à la conclusion que ce sont les dicaryons du mycélium secondaire qui envahissent les hyphes du mycélium primaire et s'y multiplient, tandis que les noyaux haploïdes de celui-ci, dégénèrent. Les dessins qui accompagnent le travail ne nous ont pas convaincus: Après l'anastomose entre les hyphes des deux mycéliums il est pratiquement impossible de reconnaître quels sont les noyaux venus du mycélium secondaire et ceux qui se trouvaient déjà dans le mycélium primaire. L'examen de nos propes préparations nous avait depuis longtemps convaincu que le problème ne peux pas être résolu par des méthodes exclusivement cytologiques.

f) *Recherches de* BROWN

En dehors des Hyménomycètes, BROWN (32) a fait sur les Rouilles une curieuse observation. Des cultures monospermes de sporidies de *Puccinia Helianthi* Schw. sur des feuilles de *Helianthus annuus* engendrent des infections haploïdes avec des pycnides. Si à côté d'une pustule haploïde on ensemence une urédospore, on voit apparaitre des aecidiosores, sur la pustule haploïde, à partir du point de contact avec le mycélium dicaryotique produit par l'urédospore; petit à petit toute la surface de la pustule haploïde se couvrira d'aecidiosores. Il s'agirait ici d'un phénomène semblable à celui de BULLER; le mycélium primaire d'une espèce hétérothalle de *Puccinia* pourrait être diploïdisé, non seulement par un autre mycélium primaire complémentaire, comme l'avait déjà démontré CRAIGIE, mais aussi par un mycélium à dicaryons de la même espèce. Et, quoique l'observation n'ait pas été démontrée ni cytologiquement, ni génétiquement, l'interprétation de l'auteur nous paraît acceptable.

g) *Recherches de* DODGE *et* SEAVER

D'autre part DODGE et SEAVER (38) ont réussi à mettre en évidence un phénomène analogue, cette fois-ci chez les Ascomycètes. *Neurospora tetrasperma* produit deux types de mycéliums monospermes; les uns se conduisent comme homothalles et proviennent de spores normales, ayant reçu

chacune deux noyaux avec différents facteurs de stérilité (A + a); ils correspondent aux mycéliums secondaires des Hyménomycètes; les autres sont hétérothalles, proviennent de petites spores à un seul noyau *(A* ou *a)* et correspondent à nos mycéliums primaires. DODGE et SEAVER ont démontré qu'il est possible de provoquer le développement de fructifications sur un mycélium unisexué *(a,* p. ex.) par confrontation avec un mycélium bisexué (A + a). Et, ayant *marqué* les deux types de noyaux du mycélium bisexué *(A* et *a),* ainsi que ceux du mycélium unisexué (a), avec des gènes différents (1) (Ii, Dd), les auteurs arrivent à prouver que c'est un noyau (A), originaire du mycélium bisexué, qui a traversé les hyphes du mycélium unisexué (a), pour former avec les noyaux de celui-ci de nouvelles paires (A + a), point de départ des périthèces développés.

Il s'agirait ici d'une confrontation compatible (a/A + a), où, en employant la terminologie en usage pour les Hyménomycètes, un mycélium primaire aurait été diploïdisé par un mycélium secondaire, par appariement de noyaux du mycélium primaire (a) avec d'autres noyaux compatibles (A) issus du mycélium secondaire. Les deux auteurs américains, sans avoir connaissance de notre travail (QUINTANILHA, 37), publié quelques mois plus tôt, ont ainsi apporté à nos conclusions une confirmation d'un intérêt d'autant plus grand qu'elle a été obtenue avec les mêmes méthodes sur un matériel tout à fait différent.

RECHERCHES PERSONNELLES

Considérons séparément le problème des deux types de confrontations.

Dans le cas d'une confrontation compatible (AB/AB + ab) le mycélium primaire (AB) est diploïdisé et produit dans sa descendance les quatre groupes (AB, ab, Ab, aB). Nous avons déjà exposé l'interprétation de ce phénomène

(1) (I), lethal dominant, provoque l'avortement de l'asque avec durcissement de la paroi; (d), lethal, récessif, provoque, à l'état homozygote, l'avortement cytotogique de l'asque accompagné de déliquescence.

donnée par BULLER lui-même: les nouveaux dicaryons seraient formés par association de noyaux (AB) du mycélium primaire avec d'autres noyaux (ab) originaires du mycélium secondaire; ces derniers proviendraient de divisions non conjuguées d'un noyau (ab), appartenant à un dicaryon (AB + ab), en présence des noyaux (AB) du mycélium primaire, de sorte que deux dicaryons en résulteraient AB/AB + ab → AB/AB + ab + ab → (AB + ab), (AB + ab). Mais l'hypothèse de BULLER n'est pas la seule explication possible du phénomène. Les noyaux (AB) du mycélium primaire peuvent ne pas intervenir dans la formation des nouveaux dicaryons; ceux-ci seraient alors les dicaryons du mycélium secondaire (AB + ab) qui auraient envahi les hyphes du mycélium primaire pour s'y multiplier. Ce serait l'hypothèse de RAWITSCHER appliquée au cas des confrontations compatibles.

Ou alors, comme le prétend DICKSON, sur le mycélium primaire diploïdisé il y aurait deux types de dicaryons $\overline{AB}$/AB + ab → ($\overline{AB}$ + ab), (AB + ab), les uns issus du mycélium secondaire, les autres formés, à la manière de BULLER, avec intervention des noyaux $\overline{AB}$ du mycélium primaire.

Finalement, si l'on arrive à démontrer que des noyaux (ab), issus du mycélium secondaire, passent dans le primaire pour y former avec les noyaux (AB) de celui-ci, de nouveaux dicaryons, est-on forcé d'admettre que ces noyaux (ab) proviennent, soit de la dissociation d'un dicaryon, soit d'une division non conjuguée? DICKSON a prévu une autre explication qui laisserait intacte la notion de l'unité cytologique des dicaryons. D'après lui, il pourrait très bien arriver que ces noyaux (ab) soient tout simplement des éléments isolés, non appariés, restés «vieux garçons» par manque de partenaires, au sein du mycélium secondaire, si celui-ci était formé au dépens d'un mycélium primaire (ab), diploïdisé par migration d'un nombre insuffisant de noyaux (AB), venus d'un autre mycélium primaire.

Nous nous sommes proposé de trouver expérimentalement la solution du problème.

Comme matériel nous avons utilisé notre *Coprinus*

fimetarius Fr. qu'une dizaine d'années de recherches nous permettaient de connaître assez bien. Cette espèce présente des avantages considérables pour les études de génétique. Toutes les spores germent et conservent très longtemps leur pouvoir germinatif; un développement très rapide, (d'où une nouvelle génération tous les 10 à 15 jours); une grande facilité d'isolement des tétrades, produites en nombre pratiquement infini, à chaque génération; et, finalement, l'existence de gènes, en série allélomorphe — les facteurs de stérilité des différentes races géographiques — dont la disjonction se fait avec une rigueur mathématique.

Des centaines de tétrades étudiées nous ont montré qu'il était possible de marquer les noyaux avec ces facteurs de stérilité et de les suivre partout au moyen de leurs réactions de compatibilité avec les tests.

a) *Les confrontations compatibles*

Il s'agit premièrement de savoir si le noyau du mycélium primaire (AB), dans une confrontation compatible (AB/AB + ab), intervient ou non dans la formation des nouveaux dicaryons.

Comme nous nous servons des facteurs de stérilité eux-mêmes pour marquer les noyaux, il est évidemment nécessaire de pouvoir disposer d'une série allélomorphe (A, a, A_1, a_1, B, b, B_1, b_1,) appartenant à des races géographiques interfertiles; autrement le problème serait insoluble.

Deux cas peuvent se présenter:

Ou bien le noyau du mycélium primaire est compatible avec un noyau du mycélium secondaire et incompatible avec l'autre, soit par communauté d'un seul facteur ($ab/A_1B_1 + aB$), soit par communauté des deux facteurs ($ab/A_1B_1 + ab$);

Ou bien le noyau du mycélium primaire est simultanément compatible avec les deux noyaux du mycélium primaire ($ab/A_1\ B_1 + AB$).

Dans le premier cas c'est toujours un noyau compatible du mycélium secondaire qui passe dans le mycélium

primaire pour former, avec les noyaux de celui-ci, de nouveaux dicaryons.

Exemple:

$A_1\,b_1/Ab + A_1\,B_1 = A_1\,b_1$, Ab, A_1 b, Ab_1.

Quatre tétrades ont été analysées, par croisement avec les huit tests. Nous reproduisons, comme exemple, le protocole du croisement d'une tétrade (Tab. I).

			aB	Ab	ab	AB	a_1b_1	A_1B_1	a_1B_1	A_1b_1
			1	2	3	4	5	6	7	8
A_1b	1	a	+	—	—	+	+	—	+	—
A_1b_1		b	+	+	+	+	—	—	+	—
Ab_1		c	+	—	+	—	—	+	+	—
Ab		d	+	—	—	—	+	+	+	+

Tableau I.— Les quatre mycéliums monospermes (a, b, c, d), de la tétrade n.° 1, ont été croisés avec les 8 tests. Les quatre réactions positives avec le test 7 montrent l'absence du facteur (B_1); donc, dans la confrontation compatible ($A_1b_1/Ab + A_1B_1$), les nouveaux dicaryons se sont formés par association du noyau (Ab) du mycélium secondaire avec les noyaux (A_1b_1) du mycélium primaire.

Dans la descendance aucune trace du facteur (B_1); le noyau qui le possédait (A_1B_1) n'est donc pas intervenu dans la formation des nouveaux dicaryons, engendrés par association d'un noyau (A_1b_1) avec un autre (Ab).

Dans le deuxième cas, si le noyau du mycélium primaire est simultanément compatible avec les deux noyaux du mycélium secondaire, les nouveaux dicaryons se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un des deux noyaux du mycélium secondaire.

Exemple:

$$ab/A_1\,B_1 + AB = A_1\,B_1,\ ab,\ A_1\,b,\ aB_1.$$

Vingt huit tétrades complètes ont été analysées par croisement avec les huit tests, outre un grand nombre de

tétrades incomplètes et de spores isolées. Aucune trace, dans la descendance, des facteurs (A) et (B). Le noyau (AB) n'est pas intervenu dans la formation des nouveaux dicaryons; ceux-ci sont le produit de l'association d'un noyau (ab) du mycélium primaire, avec un autre noyau ($A_1 B_1$) du mycélium secondaire. Toutes les basides ont la même constitution génétique ($A_1 a$, $B_1 b$).

Nous avons étudié, jusq'à présent, 37 confrontations compatibles, dont 3 ont été négatives, c'est à dire, dont le mycélium primaire n'a pas été diploïdisé. Le succès de l'opération dépend de la vigueur du mycélium primaire employé; plus celui-ci est vigoureux plus vite se fait la diploïdisation. Dans les 34 autres cas le résultat a été positif et d'accord avec la loi énoncée ci-dessus, à une exception près.

C'est le cas de la confrontation compatible $a_1 b_1 / a_1 B_1 + ab$.

Les noyaux du mycélium primaire ($a_1 b_1$) sont incompatibles avec ($a_1 B_1$), par communauté de (a_1), mais compatibles avec (ab). On devait s'attendre à une diploïdisation par association d'un noyau ($a_1 b_1$), du mycélium primaire, avec un autre (ab), du mycélium secondaire. Or l'analyse de six tétrades complètes, par croisement avec les huit tests, nous a révélé l'absence du facteur (b_1) (cf. Tab. II).

Donc les noyaux ($a_1 b_1$) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons, malgré leur compatibilité avec les noyaux (ab) du mycélium secondaire. La diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, dont les noyaux ont probablement dégénéré.

$$a_1 b_1 / a_1 B_1 + ab = a_1 B_1 + ab.$$

C'est la seule exception trouvée, dans trente quatre confrontations compatibles positives étudiées. Elle prouve, quand même, que l'hypothèse de RAWITSCHER, énoncée pour l'explication des confrontations incompatibles, se réalise,

quoique très rarement et, pour le moment, rien que dans le cas des confrontations compatibles.

Nous pouvons donc affirmer:

Que, dans le cas d'une confrontation compatible, les nouveaux dicaryons se forment normalement par associa-

			aB	Ab	ab	AB	a_1b_1	A_1B_1	a_1B_1	A_1b_1
			1	2	3	4	5	6	7	8
a_1b	1	a	+	—	—	+	—	+	—	+
ab		b	—	—	—	+	+	+	+	+
aB_1		c	—	+	—	+	+	—	—	+
a_1B_1		d	+	+	+	+	—	—	—	+

Tableau II. — Les quatre mycéliums monospermes (a, b, c, d), de la tétrade n.° 1, ont été croisés avec les 8 tests. Les quatre réactions positives avec le test 8 révèlent l'absence du facteur (b_1); donc, dans la confrontation compatible ($a_1b_1/a_1B_1 + ab$), les noyau (a_1b_1) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons; exceptionnellement la diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire ($a_1B_1 + ab$) à travers les hyphes du mycélium primaire.

tion de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux compatibles issus du mycélium secondaire;

Que la diploïdisation peut aussi résulter, quoique très rarement, de la migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, sans que les noyaux de celui-ci interviennent dans la formation des basides;

Que, finalement, les fructifications obtenues sur le mycélium diploïdisé sont toujours homogènes; c'est à dire, que contrairement à ce que prétendait DICKSON (cf. p. 435 et suivantes), nous n'avons jamais rencontré, sur le même mycélium primaire diploïdisé, ou sur les fructifications qui en résultent, simultanément les deux types de dicaryons possibles, ceux du mycélium secondaire et ceux qui se for-

meraient avec intervention des noyaux du mycélium primaire.

1) *Origine des noyaux diploïdisants*

Une fois démontré que, normalement, c'est le mycélium secondaire qui fournit les noyaux qui vont s'associer à ceux du mycélium primaire, pour la formation des nouveaux dicaryons, il s'agit de savoir si ces noyaux proviennent d'un dicaryon du mycélium secondaire (cf. p. 439) ou d'éléments nucléaires non appariés de celui-ci.

Supposons que le croisement de deux mycéliums primaires ($A_1 B_1$) et (AB) se fasse sur gélose, en boîte de Petri, de la façon indiquée dans la Figure 2. Un ou deux

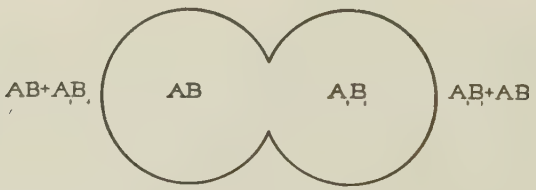


Fig. 2 — Dans le croisement ($AB \times A_1 B_1$), on obtient, à l'extrémité gauche, un mycélium secondaire ($AB + A_1 B_1$), avec des noyaux ($A_1 B_1$) dans les hyphes de (AB); et, à l'extrémité droite, le mycélium réciproque ($A_1 B_1 + AB$), avec des noyaux (AB) dans les hyphes de ($A_1 B_1$).

jours après le contact nous aurons dans toute la périphérie des deux mycéliums, devenus secondaires, des dicaryons et des anses; chacun des deux mycéliums primaires a été diploïdisé par un ou plusieurs noyaux venus de son partenaire, de sorte que, à l'extrémité gauche de la figure, nous aurons un mycélium secondaire ($AB + A_1 B_1$), avec des noyaux ($A_1 B_1$) dans les hyphes de (AB); tandis qu'à l'extrémité droite on trouvera la *combinaison réciproque* ($A_1 B_1 + AB$), c'est à dire, des noyaux (AB) dans les hyphes de ($A_1 B_1$).

Si dans un mycélium secondaire il y a des noyaux non appariés, par manque de partenaires en nombre suffisant, ces noyaux, dans le mycélium ($AB + A_1 B_1$), pris à

l'extrémité gauche de la Figure 2, doivent appartenir au groupe (AB); tandis que dans la combinaison réciproque $A_1 B_1 + AB$) ils seront du groupe ($A_1 B_1$). L'existence de noyaux non appariés présuppose une migration, ou une multiplication, insuffisantes des noyaux qui viennent du mycélium diploïdisant pour former des dicaryons avec tous les noyaux du mycélium diploïdisé.

Si maintenant, dans la confrontation ($ab/A_1 B_1 + AB$), la diploïdisation de (ab) est obtenue aux dépens d'un noyau provenant du dicaryon ($A_1 B_1 + AB$), ce noyau peut être aussi bien ($A_1 B_1$) que (AB), puisqu'ils sont tous les deux compatibles avec (ab); si, au contraire, la diploïdisation se fait grâce à des noyaux non appariés, venus du mycélium secondaire, alors les deux confrontations réciproques ($ab/A_1 B_1 + AB$ et $ab/AB + A_1 B_1$), doivent donner, *regulièrement*, des résultats différents. Dans la première confrontation les noyaux en excès seraient ($A_1 B_1$) et on pourrait représenter le phénomène de diploïdisation par la formule:

$$ab/[(A_1 B_1 + AB) + A_1 B_1] = ab + A_1 B_1.$$

Tandis que dans la confrontation réciproque on aurait:

$$ab/[(AB + A_1 B_1) + AB] = ab + AB$$

L'analyse génétique de fructifications obtenues sur les mycéliums diploïdisés de confrontations réciproques permettrait aisément de vérifier si ce sont vraiment des noyaux non appariés du mycélium secondaire qui interviennent dans la diploïdisation.

Pour résoudre le problème nous avons réalisé les 20 confrontations compatibles réciproques mentionées dans le Tableau III. Les mycéliums secondaires diploïdisants ont été obtenus d'après les méthodes exposées ci-dessus. Après diploïdisation du mycélium primaire nous avons repiqué et laissé fructifier le mycélium secondaire obtenu, et nous avons analysé quatre tétrades de chaque carpophore. Toutes les tétrades ont montré une ségrégation mendélienne parfaitement régulière des facteurs de stérilité et l'analyse génétique nous a permis, dans chaque cas, de déterminer,

avec toute certitude, le noyau du mycélium secondaire qui était passé dans le mycélium primaire pour réaliser la diploïdisation.

Dans une seule confrontation ($ab/AB + A_1B_1$), le mycélium primaire, mal développé et assez faible, n'a pas été diploïdisé.

Confrontations réciproques réalisées		Mycéliums secondaires obtenus	
A b / a₁ b₁ + A₁ B₁	A b / A₁ B₁ + a₁ b₁	A b + a₁ b₁	A b + a₁ b₁
A B / a₁ b₁ + A₁ B₁	A B / A₁ B₁ + a₁ b₁	A B + a₁ b₁	A B + a₁ b₁
a B / a₁ b₁ + A₁ B₁	a B / A₁ B₁ + a₁ b₁	a B + a₁ b₁	a B + a₁ b₁
a B / a₁ B₁ + A₁ b₁	a B / A₁ b₁ + a₁ B₁	a B + a₁ B₁	a B + a₁ B₁
A b / a₁ B₁ + A₁ b₁	A b / A₁ b₁ + a₁ B₁	A b + a₁ B₁	A b + a₁ B₁
A B / a₁ B₁ + A₁ b₁	A B / A₁ b₁ + a₁ B₁	A B + a₁ B₁	A B + a₁ B₁
A B / a b + A₁ B₁	A B / A₁ B₁ + ab	A B + A₁ B₁	A B + A₁ B₁
a₁ b₁ / a b + A₁ B₁	a₁ b₁ / A₁ B₁ + ab	a₁ b₁ + a b	a₁ b₁ + ab
a₁ b₁ / A B + A₁ B₁	a₁ b₁ / A₁ B₁ + A B	a₁ b₁ + A B	a₁ b₁ + A B
a b / A B + A₁ B₁	a b / A₁ B₁ + A B	———	a b + A₁ B₁

Tableau III. — De 20 confrontations réciproques compatibles essayées, 19 ont été diploïdisées. L'analyse génétique de la descendance de chaque confrontation a mis en évidence, pour chaque cas, la nature des dicaryons obtenus.

L'examen du Tableau III nous permet de constater immédiatement que, dans chaque groupe de deux confrontations réciproques, c'est toujours le même noyau du mycélium secondaire qui procède à la diploïdisation du mycélium primaire. L'hypothèse d'après laquelle ces noyaux seraient des éléments non appariés du mycélium secondaire doit donc être rejetée. L'analyse génétique des confrontations réciproques montre, au contraire, que les noyaux des mycéliums secondaires qui, dans les confrontations compatibles, procèdent à la diploïdisation des mycéliums primaires, proviennent bien d'un dicaryon.

Ce résultat est en accord avec ce que nous savions déjà de la cytologie des mycéliums secondaires de notre

Coprin. La diploïdisation se fait aux dépens des cellules terminales des hyphes du mycélium secondaire, dans des régions où l'on ne trouve. régulièrement, que deux noyaux seulement par cellule. L'hypothèse d'une diploïdisation par des noyaux non appariés nous apparaissait ainsi, au premier abord, très improbable. L'étude génétique du phénomène a montré qu'elle était dénuée de tout fondement.

Ce qui est impossible à résoudre par des méthodes génétiques c'est de savoir comment se conduit le dicaryon du mycélium diploïdisant en face des noyaux du mycélium primaire; s'il y a dissociation pure et simple, ou division non conjuguée du noyau qui passera dans le mycélium primaire. Mais un raisonnement simple nous permet de conclure que, si la dissociation des dicaryons est théoriquement possible, elle doit être assez rare dans le phénomène de diploïdisation. Celle-ci se fait, dans nos expériences, de proche en proche et très rapidement, sur des mycéliums primaires d'une surface assez grande (plus de 5 cm. de diam.). Le nombre des nouveaux dicaryons ainsi formés, dans un délai très court, est énorme, ce qui implique une multiplication très rapide des noyaux venant du mycélium secondaire. Or la dissociation des dicaryons ne produit pas une augmentation du nombre des noyaux diploïdisants et la diploïdisation ne peut logiquement s'expliquer que par des divisions sucessives non conjuguées.

2) *La sélection nucléaire et le mécanisme de la diploïdisation*

L'examen du Tableau III, ainsi que les résultats d'autres confrontations compatibles, nous montre que, même si les noyaux du mycélium primaire sont simultanément compatibles avec les deux types de noyaux du mycélium secondaire, la diploïdisation ne se fait pas au hasard par un quelconque de ces deux types de noyaux. Malgré l'absence de facteurs communs de stérilité, les noyaux du mycélium primaire, mis en présence des dicaryons du mycélium secondaire, *exercent un choix et attirent à eux un des deux types de noyaux, toujours le même pour chaque type de confrontation.*

Supposons la confrontation compatible AB/ab + $A_1 B_1$ (cf. Tab. III). Les noyaux (AB) et (ab) appartiennent à la même race géographique, tandis que ($A_1 B_1$) appartiennent à une race différente. Puisqu'il n'y a pas de facteurs communs de stérilité entre les noyaux du mycélium primaire et ceux du mycélium secondaire, on devait s'attendre à une diploïdisation opérée tantôt par (ab), tantôt par ($A_1 B_1$). L'expérience montre que la diploïdisation se fera *toujours* au dépens des noyaux ($A_1 B_1$).

Si dans le dicaryon du mycélium diploïdisant il y a un noyau d'une race géographique différente et un autre de la même race que celle des noyaux du mycélium primaire, ceux-ci choisiront, pour s'apparier, les noyaux de la race étrangère, malgré la compatibilité générale entre les trois types de noyaux.

Si les deux noyaux du dicaryon du mycélium secondaire appartiennent, tous les deux, à une race géographique différente de celle des noyaux du mycélium primaire (p. ex., Ab/$a_1 b_1$ + $A_1 B_1$), ceux-ci choisiront encore un des deux types de noyaux, toujours le même pour les quatre tests d'une race (p. ex., AB, ab, aB, Ab) confrontés avec les mêmes dicaryons ($a_1 b_1$ + $A_1 B_1$, p. ex.) d'une race étrangère.

Ces deux lois s'observent avec une telle régularité qu'il est possible de prévoir ce qui va se passer dans une confrontation non encore réalisée. Elles sont d'ailleurs confirmées par d'autres observations.

BULLER avait remarqué le premier que, dans les confrontations compatibles, la diploïdisation du mycélium primaire était tout à fait régulière, les anses faisant leur apparition de proche en proche, à partir du point de contact des deux mycéliums, et qu'elle s'opérait assez vite; tandis que dans les confrontations incompatibles la diploïdisation était, non seulement plus lente, mais aussi, très irrégulière; le mycélium primaire présentait, au commencement de la diploïdisation, un aspect tacheté, des petites touffes de mycélium secondaire, isolées les unes des autres, se détachant sur la surface du mycélium encore dépourvu d'anses (cf. Fig.^{s} 3 et 4).

Nos observations confirment celles de BULLER.

Quelle est la cause de cette différence dans le mécanisme de la diploïdisation ?

Au moment où les deux mycéliums, primaire et secondaire, entrent en contact, des anastomoses, de plus en

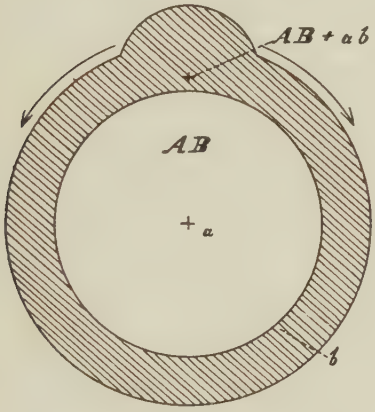


Fig. 3

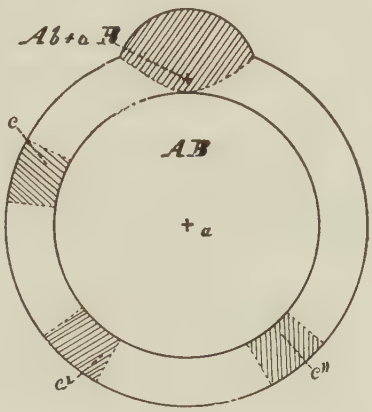


Fig. 4

Fig. 3. — Dans une confrontation compatible le mycélium primaire (AB) est diploïdisé d'une façon régulière et progressive, à partir de la ligne de contact avec le mycélium secondaire (AB + ab). A la fin de la diploïdisation on obtient un cercle central (a), dépourvu d'anses, mais dicaryotique, enveloppé d'un anneau continu de mycélium secondaire (b).

Fig. 4.— Dans une confrontation incompatible le mycélium primaire (AB) a été diploïdisé de façon irrégulière. De petites taches de mycélium secondaire (c, c', c'') ont fait leur apparition en des points de la périphérie éloignés les uns des autres et, souvent même, éloignés aussi de la ligne de contact avec le mycélium diploïdisant (Ab + aB).

plus nombreuses, se forment entre les extrémités des filaments des deux mycéliums. S'il s'agit d'une confrontation compatible, chaque fois qu'un noyau haploïde du mycélium primaire se trouvera en face d'un dicaryon du mycélium secondaire, il y aura une diploïdisation ; donc, autant de *diploïdisations locales* que d'anastomoses. De là, la rapidité de propagation et la régularité du phénomène. Dans les confrontations incompatibles, au contraire, la diploïdisa-

tion, impliquant des phénomènes cytologiques de réalisation très difficile et, par conséquent, très rares, ne doit, si elle réussit, se passer qu'une seule fois, dans une seule anastomose. Un seul noyau, venu du mycélium secondaire, doit former, par association avec un noyau du mycélium primaire, un premier dicaryon, point de départ de tous ceux que l'on trouvera plus tard dans toutes les hyphes du mycélium diploïdisé. De là, la lenteur, et surtout l'irrégularité, de la diploïdisation des confrontations incompatibles.

Supposons maintenant le cas d'une confrontation où les noyaux du mycélium primaire sont simultanément compatibles avec les deux types de noyaux du mycélium secondaire (p. ex., $Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1$). S'il n'y avait pas de sélection nucléaire on devait s'attendre à ce que la diploïdisation de (Ab) se fasse, à chaque anastomose, tantôt par ($a_1 b_1$), tantôt par ($A_1 B_1$). Le mycélium diploïdisé ainsi obtenu aurait, tout au tour de sa périphérie, des régions à dicaryons ($Ab + a_1 b_1$) alternant avec d'autres de constitution ($Ab + A_1 B_1$).

Or, l'expérience montre que le mycélium ainsi diploïdisé a une constitution génétique *absolument homogène*, en ce qui concerne les facteurs de stérilité. Repiqué à partir d'un point quelconque de la périphérie, ou même de la région centrale, pourtant dépourvue d'anses, le mycélium devenu secondaire engendre toujours des carpophores dont l'analyse génétique révèle l'existence des mêmes facteurs de stérilité (p. ex., $Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1 = Ab + a_1 b_1$).

Si les noyaux — soit ceux du mycélium primaire, soit ceux du mycélium secondaire qui opèrent la diploïdisation — sont, en partie, porteurs d'autres facteurs mendéliens, par exemple des gènes récessifs subléthaux, déterminant des phénomènes de nanisme à la phase haploïde, il arrive que le mycélium diploïdisé soit hétérogène vis-à-vis de ces facteurs subléthaux. Cette hétérogénéité est facilement mise en évidence par l'analyse de tétrades de carpophores obtenus à partir d'inoculums pris dans des régions différentes du mycélium diploïdisé; les carpophores de la région A donneront, p. ex., des tétrades à mycéliums normaux,

tandis que ceux de la région B produiront, régulièrement, des tétrades à deux nains et deux normaux.

C'est à dire que le mycélium qui vient d'être diploïdisé peut ne pas être homogène par rapport à certains facteurs mendéliens; être, p. ex., une *chimère* constituée par l'association de deux mycéliums secondaires, (Ab + a_1 b_1 N) et (Ab + a_1 b_1 n); mais il a toujours une constitution homogène par rapport aux facteurs de stérilité.

Tous ces résultats s'accordent bien, d'une part, avec la notion de mictohaploïdie (et, par extension, de *mictodiploïdie)* introduite par KNIEP (28, p. 14) et si souvent vérifiée déjà, et, d'autre part, avec notre conception d'une diploïdisation *multiple* et *simultanée*, pour les confrontations compatibles. Il suffit d'admettre, dans notre exemple (Ab/a_1 b_1 + A_1 B_1), ou bien que le mycélium primaire était un mictohaplonte, constitué par un mélange de noyaux *sains* (AbN) et de noyaux porteurs du gène subléthal (Abn), ou bien qu'il y avait dans le mycélium secondaire deux types de dicaryons (a_1 b_1 N + A_1 B_1 et a_1 b_1 n + A_1 B_1), et que le nanisme a été ainsi introduit, avec les noyaux (a_1 b_1 n), au moment de la diploïdisation.

Des expériences que nous venons de décrire découlent des conséquences théoriques importantes.

Dans un mycélium qui vient d'être diploïdisé (cf. Fig. 3) il y a une zone périphérique annulaire pourvue d'anses, entourant une grande zone centrale qui conserve les caractères des mycéliums primaires — absence de boucles, présence d'oïdies. Malgré ces caractères ce mycélium possède partout des dicaryons, puisque, repiqué, il produira régulièrement un mycélium secondaire génétiquement identique à celui de la zone périphérique. La marche des noyaux diploïdisants doit donc se faire à travers la zone centrale, où des dicaryons prennent naissance, et y restent, par appariement de noyaux du mycélium primaire avec d'autres venus du mycélium secondaire. Le mycélium de la zone centrale est donc un vrai mycélium secondaire, malgré l'absence de boucles et la présence de nombreuses oïdies.

D'autre part l'homogénéité du mycélium diploïdisé, par rapport aux facteurs de stérilité, malgré les anasto-

moses multiples entre mycélium primaire et secondaire et la possibilité de multiples diploïdisations locales, confirme notre conclusion d'une sélection nucléaire.

3) *Les facteurs d'incompatibilité et leurs rapports avec les facteurs de sexualité et de stérilité*

Nos recherches nous amenent ainsi à une modification des conceptions de KNIEP. Une fois que l'analyse génétique de l'hétérothallie bipolaire et tétrapolaire l'a conduit à l'hypothèse de l'existence de facteurs mendéliens, responsables des phénomènes de compatibilité et d'incompatibilité, ces facteurs ne jouaient, pour KNIEP, qu'un rôle *négatif*. La présence d'un facteur commun sur deux mycéliums différents provoquait, entre les noyaux de l'un et de l'autre, une sorte de répulsion, qui se traduisait, dans les croisements, par une réaction négative (absence de boucles, de dicaryons et de carpophores «diploïdes»). Nous voyons maintenant que, d'un côté, l'intensité de cette répulsion est variable dans de très larges limites; et que, d'autre part, tout se passe comme si des facteurs différents, mais allélomorphes, exerçaient, les uns sur les autres, une attraction, dont l'intensité serait variable pour les différentes combinaisons.

Le Tableau IV, organisé avec les résultats de notre Tableau III (cf. p. 448 et 455), mais disposés d'une autre façon, nous montre, à gauche, les confrontations réciproques réalisées, au centre, les résultats obtenus et, à droite, les différences d'intensité d'attraction, entre les différentes combinaisons de facteurs de la série allélomorphe (Aa, A_1 a_1), qui expliqueraient les résultats de nos diploïdisations. En outre, de ces 19 confrontations réciproques, nous avons analysé, jusqu'à présent, 15 autres confrontations compatibles non réciproques; les résultats obtenus se sont toujours montré rigoureusement d'accord avec les inégalités d'attrac ion déduites du Tableau IV.

Pour ce qui est de la série (Bb, B_1 b_1) il faut admettre ou bien que des facteurs différents de cette série n'exercent pas d'attraction les uns sur les autres, ce qui nous paraît peu probable, ou plutôt que l'attraction entre deux facteurs

différents de la série (Bb) est toujours plus faible que celle qui exercent, les uns sur les autres, les facteurs de la série (Aa). Tout se passerait ainsi comme si les facteurs de la série (Bb) ne jouaient aucun rôle dans la sélection nucléaire; hypothèse d'autant plus vraisemblable que nous

$AB/a_1b_1 + A_1B_1$ $AB/a_1B_1 + A_1b_1$	$AB/A_1B_1 + a_1b_1$ $AB/A_1b_1 + a_1B_1$	$AB + a_1b_1$ $AB + a_1B_1$	$\overline{Aa_1} > \overline{AA_1}$
$Ab/a_1b_1 + A_1B_1$ $Ab/a_1B_1 + A_1b_1$	$Ab/A_1B_1 + a_1b_1$ $Ab/A_1b_1 + a_1B_1$	$Ab + a_1b_1$ $Ab + a_1B_1$	$\overline{Aa_1} > \overline{AA_1}$
$aB/a_1b_1 + A_1B_1$ $aB/a_1B_1 + A_1b_1$	$aB/A_1B_1 + a_1b_1$ $aB/A_1b_1 + a_1B_1$	$aB + a_1b_1$ $aB + a_1B_1$	$\overline{aa_1} > \overline{aA_1}$
$AB/ab + A_1B_1$ ——— $a_1b_1/ab + A_1B_1$ $a_1b_1/AB + A_1B_1$	$AB/A_1B_1 + ab$ $ab/A_1B_1 + AB$ $a_1b_1/A_1B_1 + ab$ $a_1b_1/A_1B_1 + AB$	$AB + A_1B_1$ $ab + A_1B_1$ $a_1b_1 + ab$ $a_1b_1 + AB$	$\overline{AA_1} > \overline{Aa}$ $\overline{aA_1} > \overline{Aa}$ $\overline{aa_1} > \overline{a_1A_1}$ $\overline{a_1A} > \overline{a_1A_1}$

$$a \text{ ——— } A \text{ ——————— } A_1 \text{ ——— } a_1$$

10 20 40 50

Tableau IV. — Dans les deux premières colonnes, à gauche, les confrontations réciproques réalisées; au centre, la constitution génétique des dicaryons obtenus; à droite, les rapports des intensités d'attraction entre les facteurs de la série (Aa) qui expliqueraient les sélections nucléaires; en bas, les valences relatives hypothétiques des facteurs de cette série.

savons déjà que la répulsion entre noyaux ayant un facteur commun est, elle aussi, toujours plus forte pour les facteurs de la série (Aa) que pour ceux de la série (Bb).

On est ainsi amené à une notion de *valence relative* des facteurs d'incompatibilité. Si nous attribuons des valeurs numériques arbitraires aux différents membres de la série (Aa), mais d'accord avec les inégalités des intensités d'attraction déjà établies (cf. Tab. IV), soit par exemple,

$$\text{——— } a \text{ ——— } A \text{ ——————— } A_1 \text{ ——— } a_1 \text{ ———}$$

10 20 40 50

on pourrait s'imaginer que l'attraction entre deux noyaux, ne possédant aucun facteur commun, est d'autant plus

forte que la différence de valence entre leurs facteurs de la série (Aa) est plus grande. Ainsi, par exemple, si l'attraction entre $(A - a_1)$ est plus forte qu'entre $(A - A_1)$ c'est parce que entre (A) et (a_1) il y aurait une différence de valence de $50-20 = 30$ tandis qu'entre (A) et (A_1) cette différence ne serait que de $40-20 = 20$; et ainsi de suite pour tous les autres cas.

Involontairement on est amené à rapprocher les résultats de ces recherches, et les conceptions théoriques qui s'en dégagent, des idées de GOLDSCHMIDT sur l'équilibre des facteurs de sexualité chez *Lymantria dispar* et, plus encore, des idées de HARTMANN sur la sexualité relative; d'autant plus que les recherches de MOEWUS sont venues apporter, *à posteriori*, une confirmation aux spéculations théoriques de son maître.

On serait ainsi facilement porté à voir dans les résultats de nos recherches de puissants arguments en faveur de l'homologie entre les facteurs d'incompatibilité des Hyménomycètes et les facteurs de sexualité des Algues à détermination haplogénotypique du sexe.

Si, d'accord avec les dernières idées de HARTMANN, les facteurs (Aa) doivent être considérés comme des facteurs de sexualité, tandis que les facteurs (Bb) ne seraient que des facteurs de stérilité, on pourrait facilement comprendre que ces deux paires jouent des rôles différents, et que la sélection nucléaire puisse être expliquée par une différence de valence des facteurs de la série (Aa), tandis que les facteurs de la série (Bb) ne joueraient dans ce phénomène qu'un rôle subordonné, en supposant qu'ils en jouent un.

Nous avons déjà largement discuté ce problème (cf. QUINTANILHA 33 et 35). Aujourd'hui, malgré l'apparence de raison que nos recherches elles-mêmes apportent à la thèse de HARTMANN, nous restons persuadés qu'il n'y a pas lieu d'établir une telle distinction quant à la nature des deux paires de facteurs d'incompatibilité chez les Hyménomycètes tétrapolaires. Des études génétiques récentes sur la sexualité des Ascomycètes [DODGE (32), DRAYTON (32), ZICKLER (34), AMES (34) et d'autres] ont montré que, chez plusieurs Ascomycètes hétérothalles, les facteurs mendé-

liens responsables de l'hétérothallie n'ont rien à voir avec le mécanisme de la détermination du sexe, puisque des mycéliums haploïdes, homocaryotiques et monoïques, sont porteurs de facteurs mendéliens d'incompatibilité.

Chez *Pleurage anserina*, p. ex., les spores sont normalement binucléées et produisent, dans des cultures monospermes, des mycéliums porteurs d'organes mâles (microconidies) et femelles (ascogones), autofertiles. L'espèce se conduit comme homothalle. Or, il arrive parfois des irrégularités dans la formation des spores, de sorte que, dans quelques asques, au lieu de quatre grandes spores binucléées, on trouve, p. ex., trois grandes et deux plus petites, les premières à deux noyaux, les dernières à un seul noyau. Ces spores uninucléées engendrent, elles aussi, dans des cultures monospermes, des mycéliums monoïques, porteurs d'organes mâles et femelles. La seule différence entre les deux types de mycéliums monospermes c'est que ceux qui proviennent de spores binucléées sont autofertiles tandis que les autres, développés à partir de spores uninucléées, sont autostériles, mais interfertiles dans certaines combinaisons. L'étude génétique du phénomène a montré qu'une paire de facteurs mendéliens (Aa) est responsable de ces phénomènes d'incompatibilité. Il serait absurde, à notre avis, de considérer ces facteurs comme des facteurs de sexualité, puisqu'ils n'ont aucune influence sur le développement des organes sexuels. Les phénomènes de parastérilité génotypique qu'ils provoquent et le monoïcisme des mycéliums qui les possèdent obligent, au contraire, à les considérer comme des facteurs de stérilité.

D'autre part il nous paraît également impossible de ne pas rapprocher l'hétérothallie bipolaire des Ascomycètes de celle des Basidiomycètes. Le phénomène est essentiellement le même, seulement, chez les Basidiomycètes, les organes sexuels ont complètement disparu et la fécondation est devenue somatogamique. Les facteurs mendéliens qui déterminent l'un et l'autre de ces deux types d'hétérothallie doivent être, à notre avis, nécessairement considérés comme homologues.

La même homologie devient évidente entre les facteurs

mendéliens responsables de l'hétérothallie dans les formes bipolaires et tétrapolaires d'Hyménomycètes. Admettre, avec BAUCH et HARTMANN, que chez les Basidiomycètes tétrapolaires il y a deux catégories différentes de facteurs d'incompatibilité, les uns (Aa) qui seraient des facteurs de sexualité, tandis que les autres (Bb) ne seraient que des facteurs de stérilité, nous amènerait nécessairement à l'une de ces deux conclusions également inadmissibles: ou bien que dans les formes bipolaires de Basidiomycètes et d'Ascomycètes les facteurs responsables de l'hétérothallie sont, eux aussi, des facteurs de sexualité; ou bien que dans le même groupe, dans le même genre, le même phénomène d'incompatibilité peut être provoqué tantôt par des facteurs de sexualité, tantôt par des facteurs de stérilité (1).

L'hypothèse d'après laquelle les formes hétérothalles d'Ascomycètes et de Basidiomycètes seraient haplomonoïques nous paraît beaucoup plus logique et plus d'accord à la fois avec ce que nous savons de la génétique et des rapports phylogénétiques entre les différents groupes de champignons. L'introduction, par mutation, de facteurs de stérilité, aurait provoqué, chez ces formes là, des phénomènes d'hétérothallie, tantôt bipolaire, tantôt tétrapolaire. Le phénomène sexuel, accompagné de différenciation d'organes sexuels (Ascomycètes) ou par simple somatogamie (Basidiomycètes), se réaliserait en deux étapes; dans la première des noyaux d'origine différente formeraient des dicaryons; dans la deuxième les deux noyaux du dicaryon fusionneraient, soit dans l'asque soit dans la baside. C'est la présence ou l'absence de facteurs communs de parastérilité qui commande les phénomènes d'incompatibilité entre mycéliums.

Si ce sont ces facteurs de stérilité, eux mêmes, qui

(1) Au Congrès International de Génétique (Edimburgh, Août 1939) nous avons eu l'occasion de parler longuement sur ce sujet avec le Prof. HARTMANN. Aujourd'hui il est, lui aussi, d'avis que les facteurs d'incompatibilité des Hyménomycètes, qu'ils soient bipolaires ou tétrapolaires, n'ont rien à voir avec la sexualité et doivent être considérés comme des facteurs de stérilité. (Note ajoutée en cours d'impression).

jouent un double rôle, de répulsion entre facteurs communs et d'attraction entre facteurs différents, ou s'il y a d'autres gènes, étroitement accoupplés aux facteurs de stérilité, responsables de ces phénomènes d'attraction, nous ne saurions le dire pour le moment. Tout se passe comme si les facteurs de stérilité étaient simultanément responsables de l'attraction et de la répulsion entre noyaux.

b) *Les confrontations incompatibles*

Dans une confrontation incompatible (AB/Ab + aB, p. ex.) les noyaux du mycélium primaire (AB) ont un facteur commun avec chacun des deux types de noyaux du mycélium secondaire (Ab + aB). Malgré cette incompatibilité il y a souvent diploïdisation du mycélium primaire sous l'influence du mycélium secondaire.

Que se passe-t-il?

Récapitulons les différentes hypothèses qui peuvent expliquer le phénomène.

a) Pour RAWITSCHER, CHOW et NOBLE, les noyaux du mycélium primaire n'interviennent ni dans la formation des nouveaux dicaryons, ni dans les fructifications qui se développent sur le mycélium diploïdisé (que nous appelerons, par commodité, *fructifications incompatibles)*. Les dicaryons qui fusionnent dans les basides seraient ceux du mycélium diploïdisant (Ab + aB).

b) Pour DICKSON il y aurait, dans les fructifications incompatibles, deux types de basides, les unes apogames, avec des noyaux non appariés (AB), du mycélium primaire, les autres binucléées, avec les dicaryons (Ab + aB) du mycélium diploïdisant.

c) Pour QUINTANILHA les nouveaux dicaryons se formeraient par association de noyaux du mycélium primaire (AB) avec des noyaux compatibles (ab), venus du mycélium secondaire, noyaux qui n'existaient pas, en tant que noyaux, dans ce mycélium.

d) Finalement il faudrait encore considérer l'hypothèse de la formation des nouveaux dicaryons par une copulation illégitime, entre les noyaux du mycélium pri-

maire (AB) et un des deux types de noyaux incompatibles (Ab ou aB) du mycélium secondaire.

La vérification expérimentale de l'hypothèse de DICKSON était très facile. Il suffisait, en effet, d'analyser un nombre assez grand de tétrades d'une fructification incompatible. S'il y avait des basides apogames on devait nécessairement trouver des tétrades monocrates, c'est à dire, avec quatre spores du même groupe.

D'une fructification incompatible obtenue par confrontation de (AB) avec (Ab + aB) nous avons analysé quarante et une tétrades. Pas une seule n'était monocrate. Il y avait 19 tétrades tétracrates (type Z = AB, ab, aB, Ab) et 22 dicrates (9 du type X = 2 ab, 2 AB et 13 du type Y = = 2 aB, 2 Ab).

Les noyaux du mycélium primaire, s'ils interviennent dans la formation des fructifications incompatibles, n'engendrent pas, en tous cas, des basides apogames. Toutes les basides sont binucléées et toutes possèdent les deux paires de facteurs de stérilité (Aa, Bb). L'hypothèse de DICKSON doit donc être écartée; d'autant plus que, dans toutes les autres fructifications incompatibles analysées, nous n'avons jamais trouvé de tétrades monocrates.

Ces résultats étaient faciles à prévoir. D'une part, l'étude cytologique des mycéliums diploïdisés avait montré qu'ils étaient des mycéliums secondaires normaux, c'est à dire, dont les cellules étaient pourvues exclusivement de dicaryons, sans noyaux non appariés. Et d'autre part les arguments de DICKSON en faveur de sa thèse ne nous avaient pas convaincu.

En effet, DICKSON avait construit son hypothèse sur deux ordres d'observations: La distribution, dans la descendance de ses confrontations incompatibles, de certains types morphologiques et rythmes de croissance des mycéliums primaires, dont seraient responsables des gènes avec lesquels il aurait marqué, à la fois, les noyaux du mycélium primaire et ceux des dicaryons du mycélium diploïdisant; et d'autre part, le pourcentage, dans la descendance de ces fructifications incompatibles, de mycéliums des quatre groupes de compatibilité.

Nous avons déjà vu plus haut (cf. p. 437) qu'une analyse rigoureuse des résultats de DICKSON ne permet même pas d'affirmer que le type morphologique et le rythme de croissance de ses mycéliums soient des caractères héréditaires. S'ils sont héréditaires, ce qui est bien possible, l'auteur n'a réussi à mettre en évidence ni le nombre de facteurs qui en seraient responsables ni leurs rapports d'association. Et pourtant la connaissance préalable de ce mécanisme d'hérédité serait indispensable pour pouvoir tirer des observations des conclusions sûres.

Quant au pourcentage des quatre groupes de compatibilité, l'argument n'est pas plus solide. Dans une confrontation incompatible (Ab/AB + ab) DICKSON vérifie que, sur 15 mycéliums primaires analysés dans la descendance, 7 appartiennent au groupe (Ab) et 8 aux trois autres groupes (5 AB, 2 aB, 1 ab). Dans une autre (aB/AB + ab), sur 12 mycéliums de la descendance, 7 appartiennent au groupe (aB) et 5 aux trois autres groupes (3 Ab, 1 ab, 1 AB). L'auteur conclut de ces deux observations que, si le groupe auquel appartennaient les noyaux du mycélium primaire est toujours le mieux représenté dans la descendance, c'est que ces noyaux ont donné lieu à des basides apogames, dont les quatre spores appartiendraient nécessairement au même groupe de compatibilité. Mais le nombre de mycéliums analysés est tellement réduit (15 dans un cas et 12 dans l'autre), que les résultats ne peuvent pas avoir de valeur statistique. Du reste l'analyse de tétrades a prouvé qu'il n'y a pas de basides apogames dans la descendance des confrontations incompatibles.

L'analyse génétique de cette première confrontation incompatible a montré, d'autre part, que dans la descendance on retrouve les mêmes quatre groupes de compatibilité. Elle confirme ainsi les résultats de BULLER et CHOW (cf. p. 427 et 434), obtenus sans analyses de tétrades. On pourrait ainsi être porté à croire que l'hypothèse d'une copulation illégitime, comme explication des confrontations incompatibles, devrait être écartée définitivement.

En effet, si dans la confrontation (AB/Ab + aB) il avait eu une copulation illégitime les nouveaux dicaryons

du mycélium diploïdisé se seraient formés par association de (AB) soit avec (Ab) soit avec (aB). Dans un cas comme dans l'autre il ne pourrait y avoir dans la descendance que deux groupes d'incompatibilité, (AB) et (Ab) dans le premier cas, (AB) et (aB) dans le deuxième.

Nous verrons pourtant plus loin qu'il peut arriver qu'une confrontation incompatible soit la conséquence d'une copulation illégitime, quoiqu'il s'agisse de cas exceptionels et très rares.

La vérification expérimentale de l'hypothèse de RAWITSCHER est beaucoup plus difficile. Si l'on travaille exclusivement avec les facteurs de compatibilité comme caractères héréditaires, soit d'une seule, soit de différentes races géographiques, l'étude de la descendance d'une confrontation incompatible ne nous permet pas de vérifier la constitution des deux noyaux des dicaryons du mycélium diploïdisé.

Supposons qu'il s'agisse de la confrontation (AB/Ab + aB). Que les nouveaux dicaryons soient, comme le prétend RAWITSCHER, ceux du mycélium diploïdisant (Ab + aB), ou qu'ils soient formés par association de (AB) avec un noyau (ab) originaire du mycélium secondaire, comme le prétend QUINTANILHA, le résultat, dans la descendance, serait toujours le même, puisque, dans un cas comme dans l'autre, tous les noyaux diploïdes des basides auraient la même constitution génétique (Aa, Bb). Dans une confrontation incompatible il ne peut avoir plus de quatre facteurs différents d'incompatibilité, puisque les deux du mycélium primaire sont communs avec un de chaqu'un des deux noyaux des dicaryons du mycélium secondaire.

Le problème ne peut donc être résolu que si l'on arrive à séparer les deux noyaux des nouveaux dicaryons avant leur caryogamie basidiale.

Deux méthodes nous étaient offertes pour opérer cette dissociation: la méthode microchirurgicale de HARDER, ou la confrontation du mycélium diploïdisé avec des mycéliums primaires, de constitution connue, et compatibles seulement avec un des deux types de noyaux des nouveaux dicaryons. Nous avons choisi cette dernière méthode, de

réalisation beaucoup plus facile que celle de HARDER, et de résultats aussi sûrs.

Supposons qu'il s'agisse de la confrontation incompatible (AB/Ab + aB). A la suite de la diploïdisation on

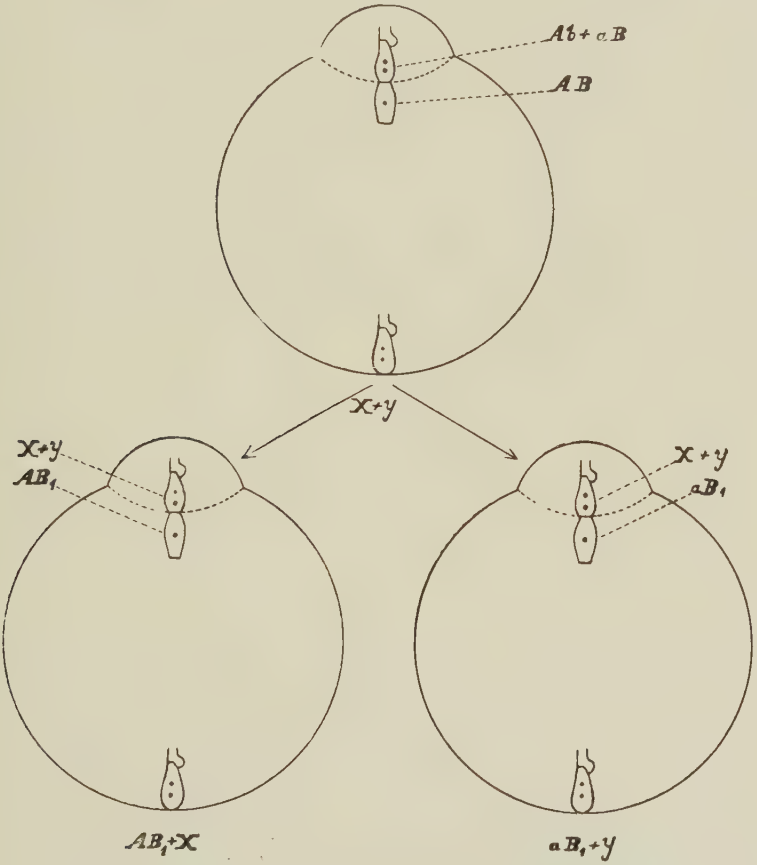


Fig. 5. — Dans une confrontation incompatible (AB/Ab + aB) on obtient, après la diploïdisation du mycélium primaire (AB), de nouveaux dicaryons (X + Y), dont les noyaux possèdent nécessairement l'un le facteur (a), l'autre le facteur (A). Des confrontations compatibles du mycélium secondaire obtenu (X + Y) successivement avec deux mycéliums primaires (AB_1) et (aB_1), permettent aisément de séparer les noyaux (X) et (Y) et de réaliser les nouvelles combinaisons (AB_1 + X) et (aB_1 + Y). L'analyse génétique de fructifications de ces deux mycéliums nous donne immédiatement la constitution de (X) et (Y).

obtiendra un nouveau mycélium secondaire dont les dicaryons (X + Y) ne peuvent avoir qu'une des deux constitutions: (Ab + aB) ou (AB + ab). Des deux noyaux du dicaryon (X + Y) l'un aura le facteur (A) et l'autre le facteur (a), associés soit à (B) soit à (b). Pour dissocier le dicaryon (X + Y) il suffit donc de confronter le nouveau mycélium secondaire successivement avec deux mycéliums primaires ayant, tantôt le facteur (A), tantôt (a), associés à un facteur de la série allélomorphe (Bb) différent de (B) et de (b); c'est à dire un facteur (B_1, p. ex.) d'une autre race géographique. Quelle que soit la constitution du dicaryon (X + Y) chacun des deux mycéliums primaires (AB_1 et aB_1) aura un facteur commun avec un seul des deux noyaux (X et Y) et sera, par conséquent, compatible avec l'autre (cf. Fig. 5 et Tab. V).

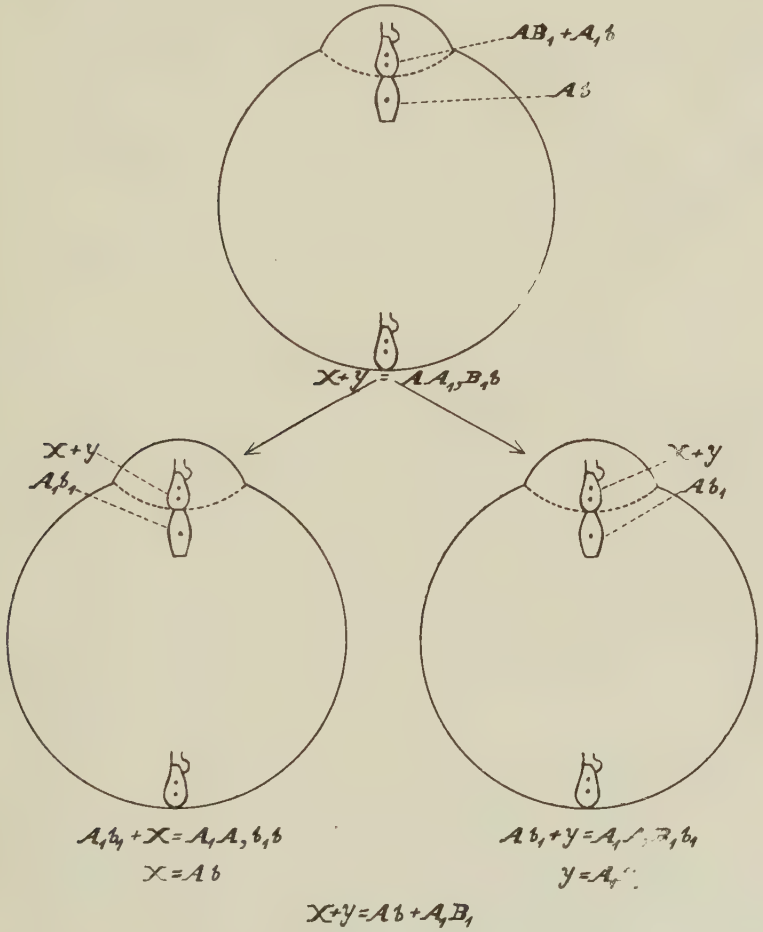
$$AB/Ab + aB = X + Y = \begin{cases} \text{I. } Ab + aB \Big/ \begin{cases} AB_1 = AB_1 + aB \\ aB_1 = aB_1 + Ab \end{cases} \\ \text{II. } AB + ab \Big/ \begin{cases} AB_1 = AB_1 + ab \\ aB_1 = aB_1 + AB \end{cases} \end{cases}$$

Tableau V.

Or l'expérience nous a déjà montré que dans ce type de confrontations compatibles les dicaryons du nouveau mycélium se forment toujours par association d'un noyau du mycélium primaire avec le seul noyau du dicaryon du mycélium secondaire qui est compatible avec lui. Nous aurons donc, à la suite de ces confrontations, deux mycéliums secondaires de constitution ($AB_1 + X$) et ($aB_1 + Y$). Pour connaître (X) et (Y) il suffira maintenant de faire fructifier ces deux mycéliums et d'en analyser la descendance. La constitution génétique de celle-ci nous permettra de déduire les facteurs présents dans le noyau diploïde de la baside; et comme nous connaissons d'avance, dans chaque cas, un des noyaux qui ont fusionnés dans la baside (AB_1 ou aB_1), la constitution de l'autre (X ou Y) deviendra évidente.

Voyons quelques exemples:

1.er cas.—Par confrontation de (Ab) avec ($AB_1 + A_1 b$) nous avons obtenu un nouveau mycélium secondaire (X + Y). La diploïdisation a été très lente et très localisée. Les premières anses, sur le mycélium primaire, n'ont été observées que six jours après le contact avec le mycélium



$X + y = Ab + A_1 B_1$

Fig. 6. — Dans la confrontation incompatible ($Ab/AB_1 + A_1 b$) le mycélium primaire (Ab) a été diploïdisé et de nouveaux dicaryons (X + Y) se sont formés. La séparation des noyaux (X) et (Y) a été opérée par confrontation avec les deux mycéliums primaires ($A_1 b_1$) et (Ab_1). L'analyse génétique de carpophores développés sur les nouveaux mycéliums secondaires ($A_1 b_1 + X$) et ($Ab_1 + Y$) a permis d'identifier X (= Ab) et Y (= $A_1 B_1$).

diploïdisant, sous forme d'une toute petite touffe de mycélium secondaire à 2,5 cm. de la région de contact des deux mycéliums. Partout ailleurs le mycélium primaire s'est maintenu, jusqu'à la fin de l'expérience (9 jours encore), dépourvu de boucles.

Le mycélium diploïdisé (X + Y) a été repiqué et a produit des fructifications d'aspect tout à fait normal. L'analyse génétique de la descendance d'une de ces fructifications (10 mycéliums dont 2 tétrades), par croisement avec les huits tests (AB, ab, aB, Ab, de la race géographique E II, et $A_1 B_1$, $a_1 b_1$, $A_1 b_1$, $a_1 B_1$, de la race E III), a montré la présence des quatre groupes (Ab, $A_1 B_1$, AB_1, $A_1 b$).

La diploïdisation n'a donc pas été le résultat d'une copulation illégitime et le noyau diploïde de la baside avait la constitution (AA_1, bB_1).

Deux mycéliums primaires, ($A_1 b_1$) et (Ab_1), ont été successivement confrontés avec le mycélium (X + Y). Ils ont été, tous les deux, facilement diploïdisés, tout au tour de leur périphérie, et ont été ainsi transformés dans les nouveaux mycéliums diploïdisés ($A_1 b_1$ + X) et (Ab_1 + Y). Ceux-ci ont été repiqués et nous ont donné des fructifications parfaitement normales. Dans chaque cas nous avons isolés 4 tétrades et croisé les 16 mycéliums monospermes avec les 8 tests.

($A_1 b_1$ + X) a donné dans la descendance les quatre groupes ($A_1 b_1$, Ab, $A_1 b$, Ab_1); les noyaux des basides étaient donc de constitution ($A_1 A$, $b_1 b$); et comme ils étaient le produit de la fusion de ($A_1 b_1$) avec (X), celui-ci ne pouvait être que (Ab).

D'autre part (Ab_1 + Y) a révélé, dans la descendance, les quatre groupes (Ab_1, $A_1 B_1$, AB_1, $A_1 b_1$); le noyau de la baside était donc (AA_1; $b_1 B_1$); et comme nous connaissons un des deux noyaux qui ont fusionnés (Ab_1), l'autre (Y) sera nécessairement ($A_1 B_1$).

Schématiquement:

$$Ab / AB_1 + A_1 b = X + Y$$
$$X + Y = Ab, AB_1, A_1 B_1, A_1 b$$
$$A_1 b_1 / X + Y = A_1 b_1 + Ab \;\Big|\; X = Ab$$
$$Ab_1 / X + Y = Ab_1 + A_1 B_1 \;\Big\rfloor\; Y = A_1 B_1$$

Les dicaryons du mycélium diploïdisé (X + Y) étaient donc constitués par association de (Ab) avec ($A_1 B_1$). Le premier (Ab) est certainement un noyau du mycélium primaire confronté; le deuxième ($A_1 B_1$) ne peut être venu que du mycélium secondaire qui a provoqué la diploïdisation. Or nous étions sûrs que, avant la confrontation, ce mycélium secondaire ne possédait pas de tels noyaux ($A_1 B_1$), puisqu'il avait été obtenu par croisement de deux tests (AB_1 et $A_1 b$) de constitution bien connue et plusieurs fois vérifiée. Et pourtant il l'a bien fourni, ce noyau ($A_1 B_1$)! La seule explication raisonnable c'est que ce noyau ($A_1 B_1$) s'est formé, dans le mycélium secondaire ($AB_1 + A_1 b$), au moment où il est entré en contact avec le mycélium primaire incompatible (Ab).

2.e cas. — Le mycélium ($a_1 B_1$) a été confronté avec le mycélium secondaire ($a_1 b + aB_1$) (cf. Fig. 7).

La diploïdisation a été plus rapide et plus régulière que dans le cas précédent, mais plus lente que dans les diploïdisations compatibles. Six jours après le contact, il y avait encore un secteur de 40°, diamétralement opposé à l'inoculum secondaire, dépourvu de boucles.

Le mycélium secondaire obtenu (X + Y) fructifie normalement. Quatre tétrades isolées d'un des carpophores, et croisées avec les 8 tests, nous révèlent la présence des quatre groupes ($a_1 B_1$, ab, $a_1 b$, aB_1). Il ne s'agit donc pas d'une copulation illégitime.

La dissociation de (X + Y) a été essayée par confrontation avec les deux mycéliums primaires (aB) et ($a_1 b_1$), puisque (X + Y) ne pouvait avoir qu'une des deux constitutions: ($a_1 B_1 + ab$) ou ($a_1 b + aB_1$).

Dans la première de ces confrontations compatibles (aB/X + Y) tout se passa normalement. L'analyse de cinq tétrades d'un carpophore, produit par le nouveau mycélium (aB + X), nous montra l'existence des quatre groupes (aB, $a_1 B_1$, aB_1, $a_1 B$). Donc

$$aB + X = aa_1,\ BB_1 \text{ et } X = a_1 B_1$$

C'est à dire que, dans la confrontation ($a_1 B_1 / a_1 b +$

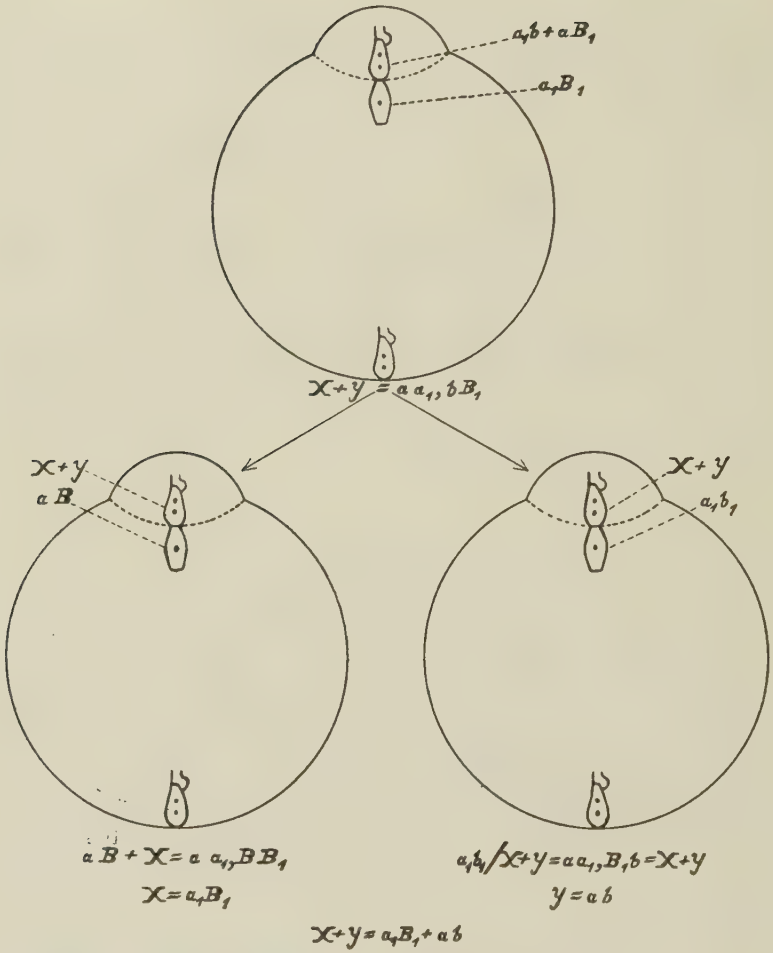


Fig. 7. — Dans la confrontation incompatible ($a_1 B_1/a_1 b + aB_1$) la diploïdisation du mycélium primaire ($a_1 B_1$) a produit les nouveaux dicaryons ($X + Y$). Le nouveau mycélium secondaire ainsi formé ($X + Y$) confronté avec (aB) l'a diploïdisé et a engendré le mycélium secondaire ($aB + X$) ; l'analyse génétique des carpophores de ce mycélium a permis d'identifier X ($= a_1 B_1$). Par contre, dans la confrontation de ($X + Y$) avec ($a_1 b_1$) le mycélium primaire n'a pas réussi à dissocier les dicaryons ($X + Y$) ; ceux-ci ont traversé le mycélium primaire ($a_1 b_1$) pour former, à sa périphérie, un nouveau mycélium secondaire. L'analyse génétique de carpophores développés sur celui-ci a montré que les noyaux ($a_1 b_1$) du mycélium primaire n'étaient pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons puisque $a_1 b_1/X + Y = aa_1, B_1 b = X + Y$; donc si $X = a_1 B_1$ on peut en conclure que $Y = ab$.

$+ a\ B_1$), les noyaux ($a_1\ B_1$) du mycélium primaire ont pris part à la formation des nouveaux dicaryons, exactement comme dans le premier cas.

Dans l'autre confrontation ($a_1\ b_1 / X + Y$) le mycélium primaire ($a_1\ b_1$) se développa très mal et très lentement; il s'agissait d'un vieux test, affaibli par une longue culture artificielle. La diploïdisation fut très tardive; elle ne commença que plus d'une semaine après le contact des deux mycéliums, quand nous avions déjà perdu tout éspoir; et, au lieu de commencer dans la zone de contact et de se propager petit à petit à toute la périphérie, comme c'est l'habitude des confrontations compatibles, la diploïdisation s'est faite ici comme s'il s'agissait d'une confrontation incompatible. Une petite tache de mycélium secondaire a fait son apparition presque dans l'extrémité opposée au point de contact des deux mycéliums et n'a jamais dépassé un secteur de plus de 20°. Tout le restant de la périphérie, du mycélium primaire a conservé ses caractères, même dans la zone de contact avec l'inoculum secondaire.

Le nouveau mycélium diploïdisé a été repiqué et a fructifié normalement. L'analyse de six tétrades, d'un de ces carpophores, par croisement avec les huit tests, a révélé l'existence des quatre groupes ($a_1\ B_1$, ab, a_1 b, aB_1).

C'est à dire que

$$a_1\ b_1 / X + Y = aa_1,\ B_1\ b$$

Le facteur (b_1) n'existe pas dans la descendance, d'où il faut conclure que les noyaux ($a_1\ b_1$) du mycélium primaire n'ont pas participé à la formation des nouveaux dicaryons. Et comme d'autre part nous savions que

$$X + Y = aa_1,\ B_1\ b \quad \text{et} \quad X = a_1\ B_1$$

puisque

$$aB + X = aa_1,\ BB_1$$

alors, nécessairement,

$$Y = ab$$

et le dicaryon

$$X + Y = a_1\ B_1 + ab$$

Dans la confrontation incompatible ($a_1\ B_1 / a_1\ b + + aB_1$) les nouveaux dicaryons ($X + Y$) se sont formés, exactement comme dans le premier cas étudié, par association d'un noyau ($a_1\ B_1$) du mycélium primaire avec un autre noyau (ab), issu du mycélium secondaire ($a_1\ b + + aB_1$), mais qui n'existait pas dans ce mycélium jusqu'au moment de la confrontation.

Dans les deux confrontations compatibles, réalisées dans le but de dissocier les noyaux du dicaryon ($X + Y$), la première ($aB/X + Y$) se passe normalement; le noyau (X) de constitution ($a_1\ B_1$) vient former de nouveaux dicaryons avec les noyaux (aB). Mais dans la deuxième de ces confrontations compatibles ($a_1\ b_1 / X + Y$) il y a quelque chose de nouveau et de tout à fait inattendu.

En effet, puisque

$$X + Y = a_1\ B_1 + ab$$

la confrontation

$$a_1\ b_1 / X + Y$$

correspond à

$$a_1\ b_1 / a_1\ B_1 + ab$$

Les noyaux du mycélium primaire ($a_1\ b_1$) étaient donc compatibles avec (ab) et incompatibles avec ($a_1\ B_1$). D'après la loi établie (cf. p. 442), des noyaux (ab) du mycélium secondaire devaient passer dans le mycélium primaire pour y former des dicaryons ($a_1\ b_1 + ab$). Or, l'analyse génétique du mycélium diploïdisé (six tétrades complètes) montre de façon incontestable l'absence du facteur (b_1). C'est à dire que les noyaux ($a_1\ b_1$) du mycélium primaire ne sont pas intervenus dans la formation des nouveaux dicaryons et que la diploïdisation a été ici la conséquence d'une migration de dicaryons du mycélium diploïdisant ($a_1\ B_1 + ab$) à travers les hyphes du mycélium primaire ($a_1\ b_1$).

Cette migration de dicaryons doit trouver, dans sa marche, de grands obstacles, puisque la diploïdisation qu'elle a provoquée a été extrêmement tardive et réduite à un tout petit secteur; elle doit être, d'autre part, très rare, puisque c'est le seul exemple trouvé parmi 34 confrontations compatibles et 5 incompatibles étudiées. L'exemple prouve, en tout cas, que l'hypothèse de RAWITSCHER peut aussi se réaliser.

Le plus surprenant, c'est que cette hypothèse ne se vérifie que dans le cas d'une confrontation compatible, où la diploïdisation s'effectuant d'une manière normale

$$a_1\ b_1/a_1\ B_1 + ab = a_1\ b_1 + ab$$

aurait été, apparemment, beaucoup plus facile. La faiblesse du mycélium primaire ($a_1\ b_1$), au moment de la confrontation, est peut-être pour quelque chose dans l'explication du phénomène. Nous sommes, du reste, persuadés que l'étude d'un plus grand nombre de confrontations incompatibles nous aurait permis de vérifier l'hypothèse de RAWITSCHER aussi pour ce type de confrontations. En effet, si la migration de dicaryons est possible à travers les hyphes d'un mycélium primaire compatible, pourquoi serait elle impossible à travers un mycélium incompatible?

Résumant et schématisant nous pouvons écrire, pour le deuxième cas:

$$a_1\ B_1/a_1\ b + aB_1 = X + Y$$
$$X + Y = a_1\ b,\ a_1\ B_1,\ ab,\ aB_1$$
$$aB/X + Y = aB + a_1\ B_1 \left\{ \begin{array}{l} X = a_1\ B_1 \\ Y = ab \end{array} \right.$$
$$a_1\ b_1/X + Y = a_1\ B_1 + ab \left\{ \begin{array}{l} X = a_1\ B_1 \\ Y = ab \end{array} \right.$$

3.e cas. — Le mycélium ($A_1\ b_1$) confronté avec l'inoculum secondaire ($A_1\ B + ab_1$) a été lentement diploïdisé, par touffes, séparées les unes des autres, comme d'habitude pour les confrontations incompatibles (cf. Fig. 8). Six jours après le contact entre les deux mycéliums presque toute la périphérie du mycélium ($A_1\ b_1$) était couverte de boucles.

Donc

$$A_1\ b_1 / A_1\ B + ab_1 = X + Y$$

Mais le mycélium ($X + Y$) n'a jamais fructifié et ses anses, comme nous avons eu l'occasion de le vérifier plus tard, étaient toutes de fausses anses, caractéristiques des copulations illégitimes (cf. QUINTANILHA, 35).

Repiqué sur crottin, ce mycélium ($X + Y$) a perdu petit à petit ses anses jusqu'á régresser complètement à l'état primaire, au bout de deux ou trois semaines.

La dissociation des noyaux (X et Y) a été opérée par confrontation avec les deux mycéliums primaires (aB_1) et ($A_1\ B_1$).

Dans les deux confrontations compatibles ($aB_1 / X + Y$ et $A_1\ B_1 / X + Y$) les mycéliums primaires ont été diploïdisés d'une façon régulière et progressive, comme d'habitude, et les nouveaux mycéliums secondaires obtenus ($aB_1 + X$ et $A_1\ B_1 + Y$) ont produit des carpophores normaux.

L'analyse de huit tétrades de la descendance de ($aB_1 + X$) a montré l'existence des quatre groupes (aB_1, $A_1\ b_1$, ab_1, $A_1\ B_1$).

Donc

$$aB_1 + X = aA_1, B_1\ b_1 \text{ et } X = A_1\ b_1$$

D'autre part l'analyse de onze tétrades de la descendance de ($A_1\ B_1 \times Y$) a mis en évidence les mêmes quatre groupes (aB_1, $A_1\ b_1$, ab_1, $A_1\ B_1$). Donc

$$A_1\ B_1 + Y = aA_1, B_1\ b_1 \quad \text{et} \quad Y = ab_1$$

Les dicaryons ($X + Y$) du mycélium diploïdisé, à la suite de la confrontation incompatible ($A_1\ b_1 / A_1\ B + ab_1$), se sont formés par appariement d'un noyau ($A_1\ b_1$) du mycélium primaire avec un noyau incompatible (ab_1) originaire du mycélium secondaire.

Schématiquement:

$$A_1\ b_1 / A_1\ B + ab_1 = X + Y;$$

$X + Y$ n'a pas fructifié et ne présente que de fausses anses;

$$\left.\begin{array}{l} aB_1 / X + Y = aB_1 + A_1\ b_1 \\ A_1\ B_1 / X + Y = A_1\ B_1 + ab_1 \end{array}\right\} \begin{array}{l} X = A_1\ b_1 \\ Y = ab_1 \end{array}$$

Il s'agit d'une diploïdisation incompatible par copulation illégitime, entre deux noyaux possédant en commun le facteur (b_1). C'est le seul cas rencontré jusqu'à présent

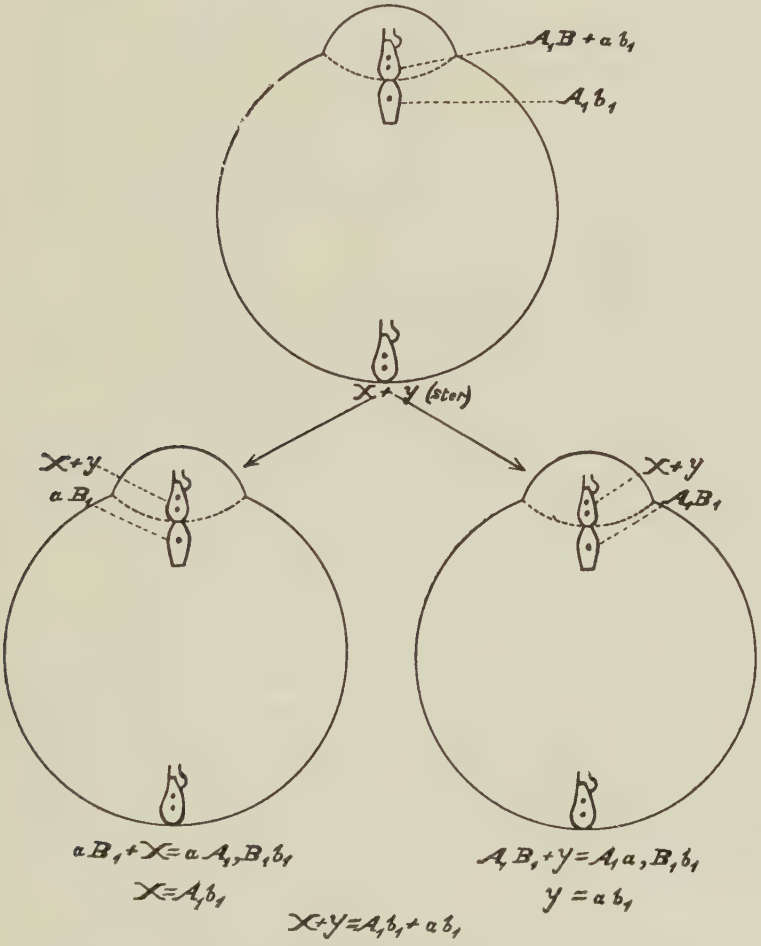


Fig. 8. — Dans la confrontation incompatible ($A_1\ b_1/A_1\ B + ab_1$) la diploïdisation de ($A_1\ b_1$) a produit un mycélium à fausses anses ($X + Y$) qui n'a jamais fructifié. La séparation de (X) et (Y) a été opérée par confrontation avec (aB_1) et ($A_1\ B_1$). L'analyse génétique de carpophores développés sur les nouveaux mycéliums secondaires ainsi formés ($aB_1 + X$) et ($A_1\ B_1 + Y$) a permis d'identifier X ($= A_1\ b_1$) et Y ($= ab_1$).

de confrontation incompatible par copulation illégitime. Il prouve, quand même, que l'hypothèse d'une copulation illégitime peut se réaliser, quoi qu'elle doive être très rare. Les confrontations incompatibles de BULLER, de CHOW et de DICKSON n'étaient certainement pas des copulations illégitimes; et notre cas a été le seul rencontré parmi cinq confrontations étudiées.

Nous avons d'autre part essayé de répéter les expériences de BRUNSWIK (cf. p. 431), en ensemençant ensemble, trois ou quatre mycéliums primaires, compatibles, appartenant à deux races géographiques différentes (Aa, Bb et $A_1 a_1$, $B_1 b_1$).

De toutes les fructifications étudiées nous avons isolé quatre tétrades; chaque mycélium primaire a été croisé avec les huit tests des deux races géographiques (aB, Ab, ab, AB, $a_1 b_1$, $A_1 B_1$, $a_1 B_1$, $A_1 b_1$), ce qui a permis, dans chaque cas, de déterminer, avec la plus grande rigueur, la constitution génétique de la descendance et, par conséquent, la nature des noyaux qui sont intervenus dans la formation des fructifications.

Le Tableau VI donne les résultats obtenus.

Combinaisons réalisées	Fructifications étudiées	Résultats obtenus
$aB \times Ab \times a_1 b_1 \times A_1 B_1$	1.e et 2.e	$aB + a_1 b_1$
$aB \times Ab \times a_1 B_1 \times A_1 b_1$	1.e	$Ab + a_1 B_1$
$ab \times AB \times a_1 b_1 \times A_1 B_1$	1.e	$ab + A_1 B_1$
$ab \times AB \times a_1 B_1 \times A_1 b_1$	1.e et 3.e	$AB + a_1 B_1$
$ab \times a_1 B_1 \times A_1 b_1$	1.e et 2.e	$ab + a_1 B_1$
$AB \times a_1 b_1 \times A_1 B_1$	1.e et 3.e	$AB + a_1 b_1$

Tableau VI.

On se rend immédiatement compte que les irrégularités observées par BRUNSWIK n'ont pas pu être vérifiées. Dans chaque combinaison réalisée les différentes fructifications étudiées ont été produites par le même mycélium secondaire; et les dicaryons de ces mycéliums secondaires ont toujours été obtenus par appariement de noyaux de mycé-

liums primaires introduits dans le ballon de culture au commencement de l'expérience.

Mais l'examen du Tableau VI nous montre, d'autre part, que des six combinaisons possibles des facteurs de la série (A), deux à deux, il n'y en a que trois (aa_1, Aa_1, et aA_1) qui se sont réalisées dans les dicaryons des mycéliums secondaires obtenus (cf. Tab. VI, à droite, «Résultats obtenus»). Les trois autres combinaisons, théoriquement possibles (aA, a_1A_1, AA_1), n'ont jamais produit de fructifications. Tout se passe comme s'il y avait des combinaisons de noyaux plus viables que d'autres. Or, si l'on compare maintenant le Tableau VI avec le Tableau IV on se rend immédiatement compte que la même hypothèse, formulée pour l'explication des résultats du Tableau IV, permet de comprendre les résultats du Tableau VI.

Dans les confrontations multiples, p. ex. de quatre mycéliums compatibles (aB, Ab, a_1b_1, A_1B_1), la viabilité de chacun des six mycéliums secondaires possibles, paraît être proportionelle à la force d'attraction mutuelle des deux noyaux de chaque combinaison; et cette attraction est, à son tour, proportionelle à la différence de valence des facteurs de la série allélomorphe (A).

Le plus intéressant est de constater que les valences relatives des facteurs de stérilité, calculées d'après les résultats des confrontations compatibles (Tab. IV), permettent aussi bien d'expliquer les résultats des confrontations multiples (Tab. VI). En effet si les combinaisons viables sont ($aa_1 - Aa_1 - aA_1$), tandis que ($aA - a_1A_1 - AA_1$) ne se réalisent pas, c'est que, d'après les valences relatives établies,

a	——	A	————	A_1	——	a_1
10		20		40		50

les différences de valence, pour les combinaisons viables, sont

$$aa_1 = 50 - 10 = 40$$
$$a_1A = 50 - 20 = 30$$
$$A_1a = 40 - 10 = 30$$

et pour les combinaisons non viables

$$a\,A = 20 - 10 = 10$$
$$a_1\,A_1 = 50 - 40 = 10$$
$$A_1\,A = 40 - 20 = 20$$

Donc, si les confrontations multiples n'ont pas permis de vérifier les résultats de BRUNSWIK, elles ont apporté une confirmation à notre théorie sur la fonction des facteurs de stérilité.

Qu'elles conclusions peut on tirer de nos recherches sur les confrontations incompatibles?

Chez *Coprinus fimetarius* les confrontations incompatibles réussissent beaucoup plus rarement que les confrontations compatibles. Ainsi, sur trente sept confrontations compatibles essayées, trente quatre (92 %) ont réussi; tandis que sur seize confrontations incompatibles, cinq seulement ont donné un résultat positif (31,25 %).

La diploïdisation, dans les confrontations incompatibles, peut être la conséquence d'une copulation illégitime; mais ce cas doit se réaliser très rarement.

Il n'est pas impossible que cette diploïdisation soit aussi, dans les confrontations incompatibles, le résultat d'une migration de dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, à la manière de RAWITSCHER; la démonstration que nous venons de faire de l'existence de ce type de diploïdisation pour les confrontations compatibles, rend très probable la possibilité de sa réalisation pour les confrontations incompatibles.

Mais nous avons aussi démontré que les confrontations incompatibles se réalisent normalement par association de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux, venus du mycélium secondaire et compatibles avec eux, d'après la formule générale

$$AB/Ab + aB = AB + ab$$

exactement comme nous l'avions prévu en 1933.

Cette méthode de diploïdisation, rappelons-le, était la seule qui pouvait donner simultanément une explication pour les résultats de BULLER et ceux de BRUNSWIK (cf. p. 431).

En effet, si le cas de BULLER pouvait se représenter par la formule

$$AB/Ab + aB = AB + ab$$

à celui de BRUNSWIK correspondrait cette autre, tout à fait semblable

$$A_1\ B_1/AB + A_2\ B_2 = A_1\ B_1 + A_2\ B$$

Dans les deux cas les nouveaux dicaryons se seraient formés par association de noyaux du mycélium primaire avec d'autres noyaux, venus du mycélium diploïdisant et compatibles avec eux; dans un cas comme dans l'autre ces noyaux, qui procèdent à la diploïdisation, n'existaient pas dans le mycélium secondaire qui les fournissaient, au moment de la diploïdisation; mais les deux facteurs de stérilité qui portent ces noyaux (a et b, p. ex.) étaient présents déjà dans le dicaryon du mycélium secondaire, quoique séparés, chacun sur son noyau (Ab et aB, p. ex.).

La seule différence est que dans le cas de BULLER il s'agissait d'une confrontation incompatible, tandis que BRUNSWIK aurait été en présence d'une confrontation compatible. Mais une fois que nous avons montré que les confrontations compatibles peuvent se réaliser aussi à la manière de RAWITSCHER, par migration des dicaryons du mycélium secondaire, nous ne voyons pas d'objection sérieuse à l'hypothèse d'une diploïdisation exceptionelle d'une confrontation compatible d'après notre schéma.

En tout cas, ce qui peut être considéré comme bien établi c'est qu'un mycélium secondaire (Ab + aB) peut fournir à un mycélium primaire incompatible (AB) un noyau (ab) qu'il ne possédait pas, au moment de la confrontation, mais dont les deux facteurs y étaient déjà, localisés chacun sur un des deux types de noyaux de ses dicaryons.

1) *Origine des noyaux diploïdisants*

Une fois démontré expérimentalement l'existence de ce noyau (ab) il s'agit de savoir comment il a pu prendre naissance. Nous ne voyons que deux hypothèses qui puis-

sent rendre compte de l'apparition de ce nouveau noyau: ou bien par mutation (p. ex. de A en a dans un noyau Ab); ou bien par échange de chromosomes, entre les deux noyaux du dicaryon (Ab + aB), pendant une division conjuguée.

L'hypothèse d'une mutation est-elle vraisemblable?

S'il s'agit d'une mutation ce n'est pas certainement une mutation *spontanée*, mais bien une mutation expérimentale, déclanchée sous l'influence d'un agent extérieur.

Les mutations spontanées des facteurs de stérilité chez *Coprinus fimetarius* sont extrêmement rares (moins de 0,1 %) et très difficiles à mettre en évidence de façon rigoureuse. Jusqu'à présent on a considéré les très rares cas de tétrades irrégulières (p. ex., ab, ab, aB, AB, dans la descendance d'un croisement ab × AB) comme des preuves de mutations et même d'un type tout à fait particulier de mutations. BRUNSWIK (26, p. 481) et KNIEP (28, p. 420) expliquent ces tétrades par mutation de (A) en (a), ce qu'ils appellent «Mutation in sich selbst», pour indiquer que le facteur (A) aurait muté dans un allélomorphe (a) déjà présent dans un autre chromosome du noyau diploïde de la baside. Quoique des observations récentes et isolées [STADLER (30 et 36) sur le Maïs, KNAPP (37) sur le *Sphaerocarpus*, RENNER (37) sur l'*Oenothera*] paraissent apporter des appuis à la conception de BRUNSWIK et KNIEP, nous sommes persuadés que l'existence de tétrades irrégulières ne peut être considérée *comme la preuve* d'un phénomène de «Rückmutation» («Recovery», dans la terminologie de STADLER, ou «Konvertion» dans celle de WINKLER et RENNER). Une explication plus simple, et plus d'accord avec l'extrême rareté des mutations des facteurs de stérilité, serait d'admettre, comme nous aurons l'occasion de montrer ailleurs, que ces tétrades irrégulières proviennent de basides aneuploïdes (p. ex., trisomiques simples, avec deux chromosomes *a* et un seul chromosome *A*) et, par conséquent, à réduction irrégulière.

Mais, même si l'on admet que les tétrades irrégulières sont des cas de mutations des facteurs de stérilité, ces tétrades sont tellement rares dans notre matériel (moins de

0,2 %), vis-à-vis du nombre des confrontations incompatibles réussies (plus de 30 %), qu'il est impossible d'expliquer les confrontations incompatibles par des mutations spontanées des facteurs de stérilité.

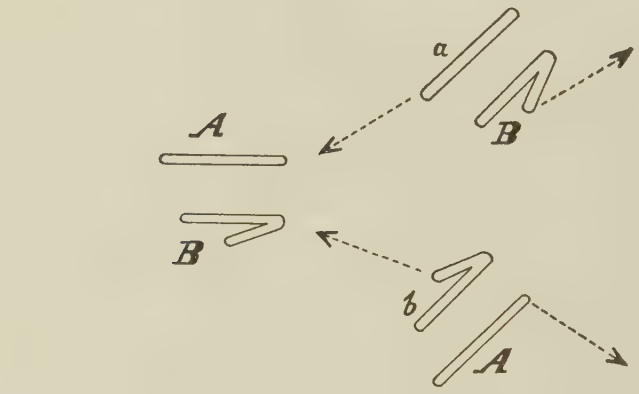
Il faudrait donc admettre que, dans une confrontation incompatible (AB/Ab + aB), la simple présence d'un noyau (AB) suffirait à déclancher, dans un des noyaux du dicaryon (Ab, p. ex.), une mutation d'un facteur de stérilité, au moins dans 30 % des cas; et encore, que cette mutation, pouvant théoriquement produire un quelconque des multiples allélomorphes de (A), constatés dans la nature, va retomber, comme par hasard, justement sur l'allélomorphe (a), déjà présent dans l'autre noyau du dicaryon (aB). Il s'agirait ainsi d'une mutation *provoquée et dirigée*, une mutation, disons, *sur commande et sur mesure!* Hypothèse d'autant moins vraisemblable que, pour que le noyau (ab) prenne naissance, il est indispensable que le noyau (AB) soit mis en présence d'un dicaryon (Ab + aB), chacun des deux mycéliums primaires (Ab) et (aB) étant toujours incapable d'opérer séparément la diploïdisation de (AB). Si le noyau (AB) était à même de déclancher dans un noyau (Ab) une mutation dirigée de (A) en (a), pourquoi la présence d'un autre noyau (aB), à côté de celui-ci, serait-elle nécessaire pour que la mutation se produise?

L'hypothèse d'une mutation exigerait donc un ensemble d'hypothèses supplémentaires tellement invraisemblables, chacune séparément, et tellement improbables, simultanément, qu'il ne semble pas que personne puisse l'envisager sérieusement.

Nous sommes ainsi amenés, par élimination, à l'hypothèse d'un échange de chromosomes pendant une division conjuguée, hypothèse que nous avions déjà exposé (QUINTANILHA, 33) avant d'avoir vérifié expérimentalement la conduite des noyaux dans les phénomènes de diploïdisation.

Dans une confrontation incompatible (AB/Ab + aB), au moment où les deux mycéliums s'anastomosent, des noyaux (AB) se trouvent en présence de dicaryons (Ab + aB); ceux-ci continuent à se diviser par des divisions conjuguées. La présence d'un noyau (AB) dans le voisinage

pourrait provoquer une irrégularité dans une division du dicaryon, avec échange entre les noyaux (Ab) et (aB) des chromosomes porteurs de (A) et (a), p. ex. Cet échange pourrait se réaliser à la fin de l'anaphase, après que les chromosomes-fils, arrivés aux pôles, aient perdus leurs attaches avec les centrosomes, mais avant que les nouvelles



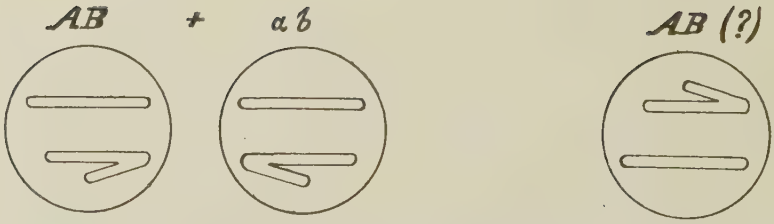


Fig. 9. — Vers la fin de l'anaphase d'une division conjuguée du dicaryon (aB + Ab) les deux noyaux-fils, encore dépourvus de membrane nucléaire, se trouveraient à proximité d'un noyau (AB) du mycélium primaire. Dans le noyau (aB) le chromosome (a) serait attiré par (A) du noyau primaire, tandis que (B) serait repoussé par son homonyme ; dans le noyau (Ab) le chromosome (b) serait attiré par (B), du mycélium primaire, et (A) repoussé également par le facteur du même nom du noyau primaire. Ainsi se formerait le premier dicaryon (AB + ab), sur le mycélium primaire (AB), dans la confrontation incompatible (AB/aB + Ab).

membranes nucléaires se soient reformées. A ce moment les chromosomes sont libres et les deux noyaux-fils (*Ab* et *aB*) très proches l'un de l'autre. Cet échange de chromosomes serait la conséquence, simultanément, des forces d'attraction entre des allélomorphes différents (*A* et *a*, *B* et *b*) et des forces de répulsion entre des facteurs du même nom (*A* et *A*, *B* et *B*); les expériences que nous rapportons dans ce travail rendent très probable l'existence de ces forces.

Si, pour simplifier, on ne considère que les chromosomes porteurs de facteurs de stérilité la Fig. 9 nous donnera une représentation matérielle de notre hypothèse.

Certes, on désirerait avoir une démonstration cytologique de cette hypothèse. Malheureusement nous ne croyons pas possible qu'on y puisse réussir avec les moyens techniques actuels. Jusqu'à présent il n'a pas été possible de voir les chromosomes des Basidiomycètes que dans la division de réduction dans la baside et, ici même, avec de grandes difficultés. Ce qu'on a souvent considéré comme des chromosomes, dans les divisions végétatives des noyaux, ne sont, en réalité, que des amas de chromosomes, d'une petitesse extrême, parfois aux limites de visibilité théorique des microscopes actuels (QUINTANILHA, 35), et qui, dans les divisions végétatives, ne se séparent jamais les uns des autres.

D'autre part, l'échange de chromosomes, qui va donner lieu au nouveau noyau, doit très probablement se passer une seule fois dans chaque confrontation, dans une seule anastomose, parmi des centaines ou des milliers qui se forment, au bout de quelques heures, au contact des deux mycéliums. Vain serait donc l'espoir de trouver parmi cet inextricable enchevêtrement d'hyphes, où il est souvent impossible de reconnaître les noyaux et même les hyphes de chaque mycélium, *une* irrégularité *dans une* division conjuguée!

Notre hypothèse ne peut ainsi qu'être admise comme imposée par l'analyse génétique, après élimination par invraisemblance de toutes les autres.

RESUME

Chez *Coprinus fimetarius* Fr. les confrontations com-

patibles réussissent presque toujours (92 %), tandis que les confrontations incompatibles ne réussissent que beaucoup plus rarement (31,25 %). Les premières doivent être la conséquence de nombreuses diploïdisations locales, peut-être aussi nombreuses que les anastomoses entre les mycéliums confrontés ; les deuxièmes seraient, au contraire, le produit d'une seule diploïdisation locale.

Dans les confrontations compatibles, les dicaryons du mycélium diploïdisé se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un autre noyau venu du mycélium secondaire. Ce noyau diploïdisant appartenait à un dicaryon et a du prendre origine dans une division non conjuguée.

Si un seul des deux types de noyaux du mycélium secondaire est compatible avec les noyaux du mycélium primaire (AB/AB + ab), ce sera celui-là (ab) qui fournira les noyaux diploïdisants ; si les deux noyaux du mycélium diploïdisant sont, tous les deux, compatibles avec les noyaux du mycélium primaire (AB A_1 B_1 + ab), ce sera un de ces noyaux-là, toujours le même pour chaque confrontation, qui opérera la diploïdisation. Si, dans ce dernier cas, un des noyaux du mycélium secondaire appartient à la même race géographique que ceux du mycélium primaire et l'autre à une race géographique différente, ce sera toujours ce dernier le noyau diploïdisant (AB/A_1 B_1 + ab = AB + A_1 B_1). Tout se passe comme si les noyaux du mycélium primaire choisissaient un des deux types de noyaux du mycélium secondaire pour former avec eux les nouveaux dicaryons.

Cette sélection nucléaire a pu être expliquée par l'hypothèse d'une attraction variable, pour les différentes combinaisons possibles, entre les facteurs de la série allélomorphe (Aa) de différentes races géographiques. Une notion de valence relative de ces facteurs a été introduite pour expliquer l'inégalité des forces d'attraction et de répulsion entre les différents facteurs. La théorie s'est montrée d'accord avec tous les résultats obtenus et a permis, en outre, de prévoir le résultat de confrontations non encore réalisées.

Exceptionellement (un seul cas observé) les confrontations compatibles peuvent être la conséquence d'une migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, sans que les noyaux de celui-ci prennent part à la formation du nouveau mycélium secondaire.

Mais, quel que soit le type de diploïdisation, les mycéliums secondaires obtenus à la suite de diploïdisations compatibles, ainsi que les carpophores qu'ils engendrent, ne sont jamais des *chimères :* ils ont toujours, les uns et les autres, une constitution génétique homogène vis-à-vis des facteurs de stérilité.

Dans les confrontations incompatibles (AB/Ab + aB) les nouveaux dicaryons se forment, normalement, par association d'un noyau du mycélium primaire (AB) avec un noyau compatible (ab), fournit par le mycélium secondaire. Comme ce noyau n'existait pas dans le mycélium secondaire, au moment de la confrontation, les différentes hypothèses, qui permettent d'expliquer son apparition soudaine, sont envisagées. Après élimination, par invraisemblance, de l'hypothèse mutationelle, nous exposons comment ce nouveau noyau aurait pu être engendré par échange de chromosomes, pendant une division conjuguée d'un dicaryon du mycélium secondaire, en présence d'un noyau du mycélium primaire.

Exceptionellement, les confrontations incompatibles peuvent être la conséquence d'une copulation illégitime. Dans ce cas les nouveaux dicaryons se forment par association d'un noyau du mycélium primaire avec un noyau incompatible du mycélium secondaire ($A_1\ b_1/A_1\ B_1 + ab_1 = A_1\ b_1 + ab_1$).

Quoique nous n'ayions jamais trouvé aucun cas de diploïdisation d'une confrontation incompatible par migration des dicaryons du mycélium secondaire à travers les hyphes du mycélium primaire, nous admettons la possibilité d'un tel type de diploïdisation, à titre exceptionel, puisque nous l'avons constaté pour les confrontations compatibles.

Dans les confrontations incompatibles, exactement comme dans les compatibles, et quel que soit le type de diploïdisation intervenu, les nouveaux mycéliums secondaires obtenus, ainsi que les carpophores qu'ils produisent, ne sont jamais des *chimères;* ils ont toujours, les uns et les autres, vis-à-vis des facteurs de stérilité, une constitution génétique homogène.

BIBLIOGRAPHIE

AMES, L. M., 1930. «A study of some homothallic and heterothallic Ascomycetes.» — *Mycologia*, **22**, 318-322.

—— 1932. «An hermaphroditic self-sterile but cross-fertile condition in *Pleurage anserina*.» — *Bull. Torrey Bot. Club*, **59**, 341-345.

—— 1934. «Hermaphroditism involving self-sterility and cross-fertility in the Ascomycete *Pleurage anserina*.» — *Mycologia*, **26**, 392-414.

BENSAUDE, M., 1917. «Sur la sexualité chez les Champignons Basidiomycètes.» — *C. R. de l'Acad. des Sc.*, **165**, 286-289.

—— 1918. «Recherches sur le cycle évolutif et la sexualité des Basidiomycètes.» — *Thèse*, Paris.

BROWN, A. M., 1932. «Diploidisation of haploid by diploid mycelium of *Puccinia Helianthi* Schw.» — *Nature*, **130**, 777.

—— 1936. «Studies on the interfertility of four strains of *Puccinia Helianthi* Schw.» — *Canad. Journ. of Res.*, **14**, 10, 361-367.

BRUNSWIK, H., 1924. «Untersuchungen über die Geschlechts- und Kernverhältnisse bei der Hymenomyzetengattung *Coprinus*.» — *Botan. Abhandl.*, **5**.

BULLER, A. H. R., 1931. «Researches on Fungi». Vol. IV, Chap. II.

CHOW, C. H., 1934. «Contribution à l'étude du développement des Coprins.» — *Le Botaniste*, **26**, 89-232.

DICKSON, H., 1934. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*. I. The pairing behaviour and the characteristics of various haploid and diploid strains.» — *Ann. Bot.*, **48**, 527-547.

—— 1935. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*, II. The inheritance of various morphological and physiological characters.» — *Ibid.*, **49**, 181-204.

—— 1936. «Studies in *Coprinus sphaerosporus*, III. The inheritance of factors affecting the growth-rates at different temperatures of certain strains.» — *Ibid.*, **50**, 219-246.

— 1936. «Observations on inheritance in *Coprinus macrorhizus* (Pers.) Rea.» — *Ibid.*, **50**, 719-734.

DODGE, B. O., 1932. «The non-sexual and the sexual functions of microconidia of Neurospora.» — *Bull. Torrey Bot. Club,* **59,** 347-360.

—— 1936. «Facultative and obligate heterothallism in Ascomycetes.» — *Mycologia,* **28,** 5, 399-409.

DODGE, B. O. and SEAVER, B., 1938. «The combined effects of the dominant and the recessiv lethals for ascus abortion in *Neurospora.*» — *Amer. Journ. Bot.,* **25,** 3, 156-166.

DOWDING, E. S. «The sexuality of the normal, giant and dwarf spores of *Pleurage anserina* (Ces.), Kuntze.» *Ann. Bot.,* **45,** 1-14.

DRAYTON, F. L., 1934. «The sexual mechanism of *Sclerotinia Gladioli.*» — *Mycologia,* **26,** 46-72.

GOLDSCHMIDT, R., 1931. «Die Sexuellen Zwischenstufen.» — Berlin.

HARTMANN, M., 1929. «Verteilung, Bestimmung und Vererbung des Geschlechtes bei den Protisten und Thallophyten.» — *Handb. der Vererbungswis., II, E.,* Berlin.

—— 1931. «Relative Sexualität und ihre Bedeutung für eine allgemeine Sexualitäts- und eine allgemeine Befruchtungstheorie». — *Naturwis.,* **19,** n.° 1, 8-16, et n.° 2, 31-37.

—— 1935. «Allgemeine Theorie der Sexualität.» — *Erbbiologie,* **1,** 49-53.

KNAPP, E., 1937. «Mutationsauslösung durch ultraviolettes Licht bei dem Lebermoos *Sphaerocarpus Donnellii* Aust.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl.,* **74,** 1, 54-69.

KNIEP, H., 1920. «Ueber morphologische und physiologische Geschlechtsdifferenzierung. Untersuchungen an Basidiomyzeten.» — *Verh. Physik. mediz. Ges. Würzburg,* **46,** 1-18.

—— 1922. «Ueber Geschlechtsbestimmung und Reduktionsteilung». — *Ibid.,* **47,** 1-28.

—— 1928. «Die Sexualität der niederen Pflanzen». — *Jena.*

MOEWUS, F., 1933. «Untersuchungen über die Sexualität und Entwicklung von Chlorophyceen.» — *Arch. f. Protistenk.,* **80.**

—— 1934. «Ueber Subheterözie bei *Chlamydomonas eugametos.*» — *Ibid.,* **83.**

—— 1935. Ueber die Vererbung des Geschlechts bei *Polytoma Pascheri* und bei *P. uvella.*» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl.,* **69,** 374-417.

—— 1935. «Die Vererbung des Geschlechts bei verschiedenen Rassen von *Protosiphon botryoides.*» — *Arch. f. Protistenk.,* **86,** 1-57.

—— 1938. «Carotinoide als Sexualstoffe von Algen». — *Jahrb. f. wis. Botan.,* **86.**

—— 1939. «Carotinoide als Sexualstoffe von Algen». - *Naturwis.,* **27,** 7, 97-104.

NOBLE, M., 1937. «The morphology and cytology of *Typhula Trifolii*». *Ann. Bot.,* **1,** 2.ᵉ Sér., 67-98.

QUINTANILHA, A., 1933. «Le problème de la sexualité chez les Champignons». — *Bol. Soc. Broter.,* **8,** 2.ᵉ Sér., 1-100.

—— 1935. «Cytologie et génétique de la sexualité chez les Hyménomycètes». — *Ibid.,* **10.**

—— 1937. «Contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller».— *C. R. de l'Acad. des Sc.,* **205,** 745.

QUINTANILHA, A. 1938. «Deuxième contribution à l'étude génétique du phénomène de BULLER.» — *C. R. de la Soc. de biol.*, **127**, 1245.

—— 1938. «Troisième contribution à l'étude génétique du phénomène de Buller». — *Ibid.*, **129**, 730.

QUINTANILHA, A. et BALLE, S., 1938. «Etude génétique des phénomènes de nanisme chez les Hyménomycètes.» — *C. R. de la Soc. de biol.*, **129**, 191.

RAWITSCHER, F., 1933. — *Zeitschr. f. Bot.*, **36**, 136.

RENNER, O., 1937. «Ueber *Oenothera atrovirens* Sh. et Bartl. und über somatische Konversion im Erbgang des cruciata-Merkmals der Oenotheren». — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl.*, **74**, 91-124.

STADLER, L. J., 1930. «Recovery following genetic deficiency in Maize». — *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.*, **16**, 714-720.

STADLER, L. J. and SPRAGUE, G. F., 1936. «Genetic effects of ultra-violet radiation in Maize». — *Proc. Nat. Ac. Sc. U. S. A.*, **22**, 572-591.

ZICKLER. H., 1934. «Genetische Untersuchungen an einem heterothallischen Askomyzeten (*Bombardia lunata* nov. spec.)» — *Planta*, **22**, 5.

—— 1936. Die Vererbung des Geschlechts bei dem Askomyzeten *Bombardia lunata* Zickl.» — *Zeitschr. f. ind. Abst. u. Vererbgsl.*, **73**, 403-408.

— 1937. «Die Spermatienbefruchtung bei *Bombardia lunata*». — *Ber. d. deut. bot. Gesels.*, **55**, 2.

SUR LA CARYO-SYSTÉMATIQUE DU GROUPE JONQUILLA DU GENRE *NARCISSUS* L. [1]

par

ABÍLIO FERNANDES

(INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE COIMBRA)

INTRODUCTION

SI nous laissons de côté *Narcissus odorus* L., *N. intermedius* Lois., *N. gracilis* Sab. et *N. tenuior* Curt., qui ont une origine hybride, et si nous considérons comme des espèces distinctes quelques formes envisagées par BOWLES (1934) comme étant des sous-espèces ou des variétés, nous pouvons dire que le groupe Jonquilla de cet auteur (1934) est constitué par les espèces suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk. Ayant pu nous procurer du matériel de toutes ces espèces, nous avons entrepris l'étude caryologique comparée de ce groupe dans le but d'obtenir des données qui nous permettent, en connexion avec les autres données fournies par la morphologie externe et la distribution géographique, d'élucider les relations entre les espèces, d'éclaircir certains points douteux de la systématique de ce groupe et de mettre en évidence les processus évolutifs qui ont agi dans la différenciation des espèces.

Au cours de nos premières recherches sur les narcisses (FERNANDES 1931), nous avons indiqué que quelques espèces qui seront étudiées dans ce travail, *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. gaditanus*, possédaient 12 chromosomes somatiques. Mais, nos observations subséquentes ont montré que ces numérations étaient inexactes et que le nombre de chromosomes somatiques de ces espèces était 14.

(1) Travail exécuté d'après le § 1 de l'article 121 du Règlement de la Faculté des Sciences de l'Université de Coimbra pendant l'année scolaire 1938-1939.

Bien que nous ayons fait cette constatation dès 1933 (voir FERNANDES 1933*b*, p. 328 et 1934, p. 140), nous n'avons pu publier encore les observations probantes correspondantes. C'est pourquoi le présent travail a été fait aussi dans le but de combler cette lacune.

* * *

Nos recherches sur le genre *Narcissus* furent commencées en 1930. C'est surtout grâce à l'intérêt et à l'enthousiasme que nous avons trouvés chez M. le Prof. L. W. CARRISSO, Directeur de l'Institut Botanique de Coimbra, et aux facilités de tout ordre qu'il nous a procurées que ces recherches ont été possibles. Et, depuis cette date jusqu'à sa mort, son amitié, sa sympathie et son encouragement ne nous ont jamais fait défaut. Ce fut donc avec la plus profonde émotion que nous ecrivîmes cet article, destiné au numéro du «Boletim da Sociedade Broteriana» consacré à sa mémoire. Que ce travail demeure comme le témoignage de notre profonde gratitude et qu'il traduise aussi l'expression du si cher et inoubliable souvenir que le regretté Maître a laissé dans notre coeur.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Le tableau ci-dessous indique la provenance du matériel employé dans nos observations:

N. scaberulus Henr.	Oliveira do Conde
N. scaberulus Henr.	Oliveira do Hospital, Bobadela
N. calcicola Mend.	Pôrto de Mós, Mira d'Aire
N. rupicola Duf.	Serra da Estrêla
N. Watieri Maire	Maroc; bulbes fournis par le Muséum National d'Histoire Naturelle de Paris
N. juncifolius Lag.	Monserrat, Catalogne, Espagne
N. gaditanus Boiss. et Reut. . .	Algarve, Loulé
N. jonquilla L.	
var. *Henriquesi* Samp. . .	Torrão, Alentejo
Jonquille simple odorante .	Cayeux-Le Clerc & C.ie
Jonquille double odorante .	Cayeux-Le Clerc & C.ie
N. jonquilloides Willk. . . .	Algarve

Comme on le voit, seules les formes *Jonquille simple odorante* et *Jonquille double odorante* sont des formes horticoles; toutes les autres proviennent de plantes croissant à l'état spontané.

Les observations ont porté sur les méristèmes radiculaires, les cellules-mères des grains de pollen et la première division des noyaux des grains de pollen.

Pour obtenir les préparations des méristèmes radiculaires, nous avons pratiqué la fixation dans les liquides de Navachine et de La Cour (2BE). Comme colorants, nous avons employé soit l'hématoxyline ferrique, soit le violet de gentiane.

Pour l'étude de la méiose, dans les cellules-mères des grains de pollen, nous avons utilisé trois types de préparations:

a) Préparations permanentes, obtenues par fixation des anthères dans les liquides de Lewitsky (chromo-formol 5:5), Navachine et La Cour (2BE) et coloration au violet de gentiane, selon la technique décrite par LA COUR (1931 et 1937). Les meilleurs résultats ont été obtenus par la fixation au liquide de La Cour 2BE. La coloration au violet de gentiane n'a réussi que très rarement dans le matériel fixé au chromo-formol de Lewitsky;

b) Frottis de cellules-mères, obtenus par fixation aux liquides de Navachine et de La Cour 2BE, dilués à 2/3, et coloration au violet de gentiane;

c) Préparations non-permanentes obtenues par la dissociation, dans une goutte de carmin-acétique, soit d'anthères vivantes, soit d'anthères préalablement fixées au liquide de Carnoy (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique cristallisable) et conservées dans l'alcool à 70 %.

Cette dernière technique a été employée aussi pour l'obtention de préparations des grains de pollen.

La méiose n'a été étudiée que chez *N. jonquilla* var. *Henriquesi* et *Jonquille simple odorante*. Malgré l'intérêt que nous avions à le faire, nous n'avons pas réussi, par malchance et pénurie de bulbes, à trouver, chez les autres espèces, des fleurs présentant des anthères à l'état convenable.

OBSERVATIONS

1. *Narcissus scaberulus* Henr.

Cette espèce est endémique au Portugal et pendant longtemps elle n'a été recueillie qu'à Oliveira do Conde, la localité classique. Récemment, une nouvelle station a été

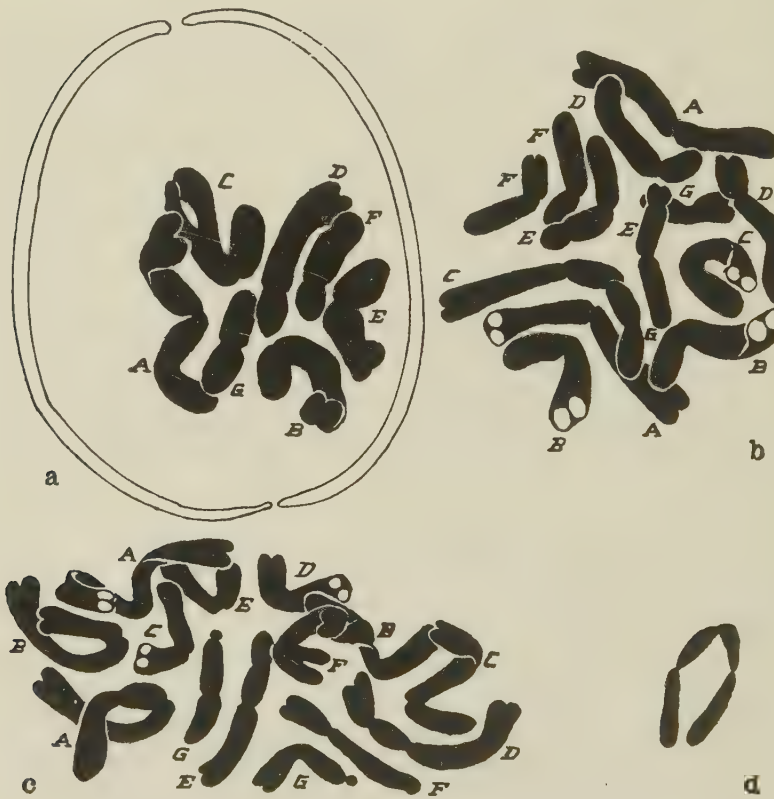


Fig. 1. — *N. scaberulus* Henr. *a*, Plaque dans un grain de pollen; Carnoy-carmin-acétique. × 2200. *b* et *c*, Métaphases dans des cellules du méristème radiculaire. *d*, Chromosome A anaphasique dessiné séparément. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

découverte à Bobadela, aux environs d'Oliveira do Hospital.

Les plaques des grains de pollen nous ont montré 7 chromosomes (fig. 1 *a*) et dans les figures du méristème radiculaire nous avons rencontré le nombre diploïde cor-

respondant (fig. 1*b, c*). Comme les chromosomes possèdent des caractères distinctifs, nous avons réussi à identifier les 7 paires chromosomiques de l'idiogramme qui pourront être décrites de la façon suivante (fig. 1 *a-d*):

A — Chromosome très long, isobrachial, dont chaque branche est pourvue d'une constriction acinétique sub-médiane (fig. 1*d*);

B — Chromosome long, hétérobrachial, dont la branche courte possède, à peu près, la longueur de la moitié de la branche la plus longue;

C — Chromosome morphologiquement semblable au type précédent, mais avec la branche longue plus courte;

D — Chromosome morphologiquement comparable au type B, mais possédant la branche courte moins longue;

E — Chromosome moyen, à constriction cinétique sub-médiane; une constriction acinétique est souvent visible près de l'extrémité de la branche la plus longue;

F — Chromosome court, hétérobrachial;

G — Chromosome court, presque isobrachial, satellitifère (fig. 1*c*).

2. *Narcissus calcicola* Mend.

Cette espèce est, comme *N. scaberulus*, endémique au Portugal et elle n'a été trouvée jusqu'à présent qu'à Mira d'Aire, dans les calcaires jurassiques du Massif de Pôrto de Mós.

Son idiogramme est tout à fait semblable à celui de *N. scaberulus* (fig. 2 *a-d* et phot. 3, Pl. I).

En ce qui concerne les chromosomes satellitifères, nous

avons constaté que, dans la plupart des figures, ils offraient un aspect normal (fig. 2 *b*). Quelques figures, cependant, nous ont montré un chromosome à satellite normal, tandis que l'autre était pourvu d'un «tandem» satellite (fig. 2 *c*), semblable à ceux qui ont été trouvés par TAYLOR (1926) chez *Allium*, par MEURMAN (1929) chez *Aucuba japonica*, par

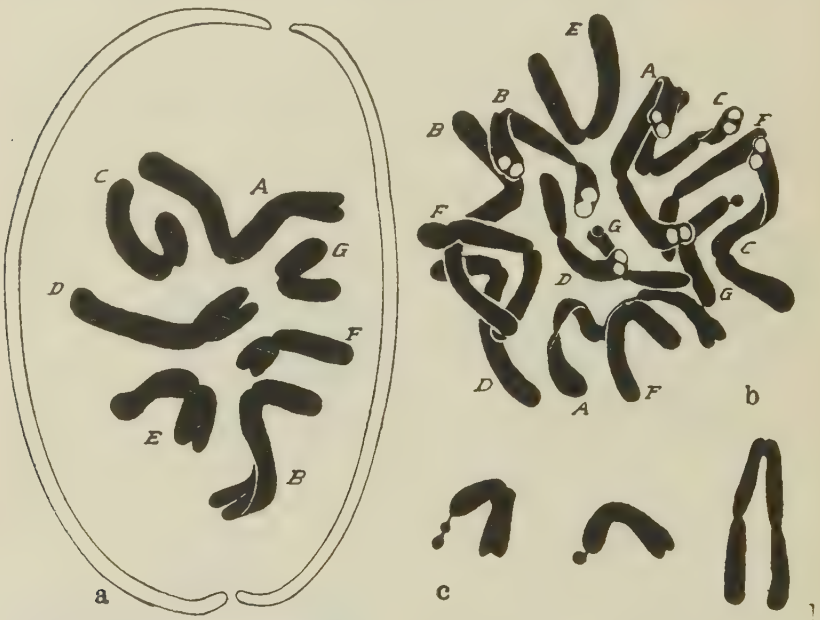


Fig. 2. — *N. calcicola* Mend. *a*, Plaque équatoriale dans un grain de pollen ; confronter avec la photo 3, Pl. I. Carmin-acétique. × 2200. *b*, Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. *c*, Paire satellitifère d'une métaphase somatique ; à droite, chromosome satellitifère normal ; à gauche, chromosome à «tandem» satellite. *d*, Chromosome A à l'anaphase. Navachine ; violet de gentiane. × 2750.

AVDULOW (1933) chez *Zea Mays*, par NAVACHINE et GERASSIMOWA (1936 *a*, *b*) chez *Crepis*, par nous-même chez *Narcissus tazetta* (FERNANDES 1937 *b*), etc. Ce «tandem» satellite pourrait avoir été engendré selon le processus décrit par NAVACHINE et GERASSIMOWA (1936 *a*, *b*), c'est-à-dire par suite d'une inversion comprenant une partie du satellite et une autre du filament. Une autre explication a été envisagée par nous dans un travail antérieur (FERNANDES 1937 *b*).

Cependant, l'explication de NAVACHINE et GERASSIMOWA est peut-être plus probable.

3. *Narcissus rupicola* Duf.

Les exemplaires recueillis à Serra da Estrêla nous ont montré un idiogramme semblable à celui des deux espèces

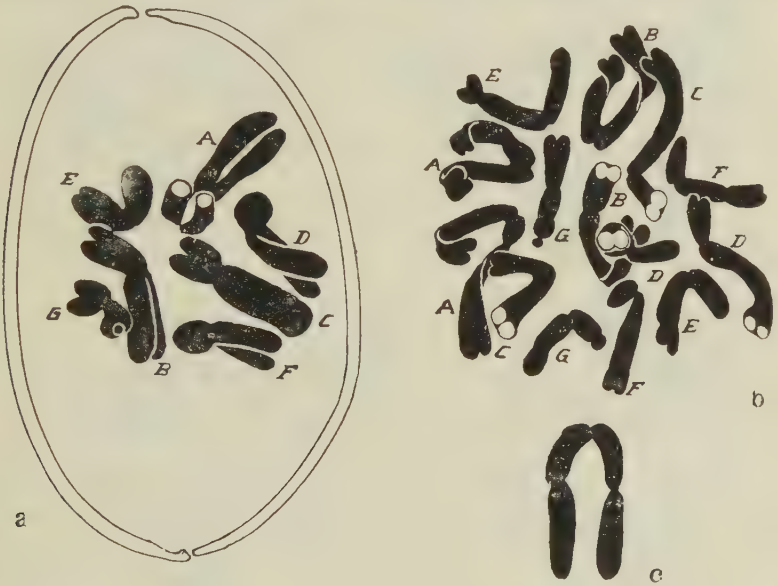


Fig. 3. — *N. rupicola* Duf. *a*, Métaphase dans un grain de pollen; confronter avec la photo 4, Pl. I. Carnoy-carmin-acétique. × 2200. *b*, Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. *c*, Chromosome A métaphasique dessiné séparément. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

antérieures, comme on pourra s'en rendre compte par l'analyse des figures 3 *a-c* et phot. 4, Pl. I.

4. *Narcissus Watieri* Maire

La comparaison des plaques équatoriales somatiques de cette espèce avec celles des espèces précédentes nous a révélé que *N. Watieri* possède un idiogramme semblable au leur (fig. 4 *a-e*). Comme dans les autres espèces, les constrictions acinétiques des branches du chromosome A peuvent être plus ou moins accentuées (fig. 4 *c-e*); quelquefois,

elles sont même étirées et se présentent sous la forme de filaments relativement longs (fig. 4e).

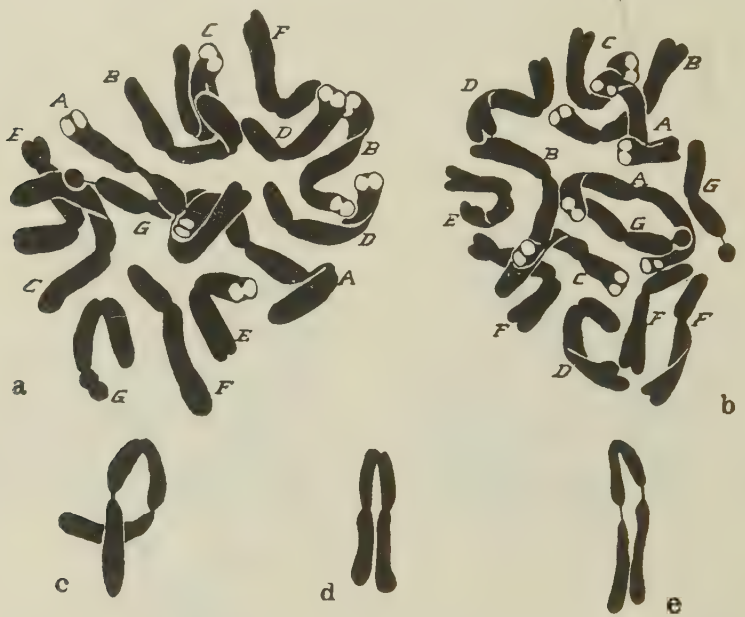


Fig. 4. — *N. Watieri* Maire. *a*, et *b*, Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. *c*-*e*, Chromosomes A dessinés séparément. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

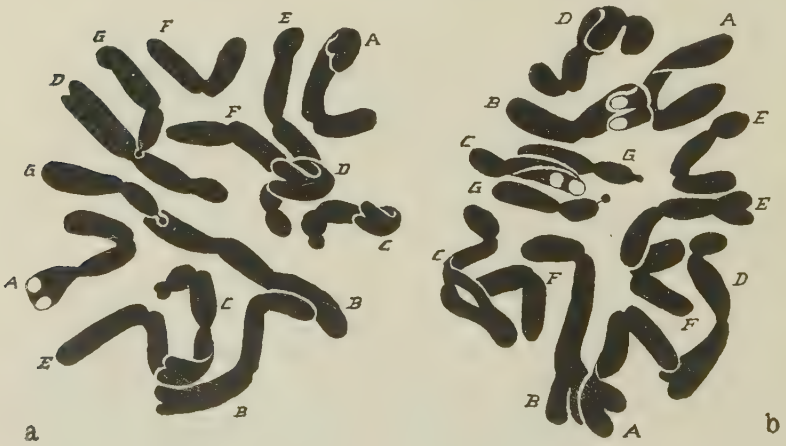


Fig. 5. — *N. juncifolius* Lag. *a* et *b*, Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. Confronter la fig. *a* avec la phot. 6, Pl. I. Navachine; hématoxyline ferrique. × 3250.

5. *Narcissus juncifolius* Lag.

Les chromosomes somatiques de cette espèce ont été déjà décrits dans un travail antérieur (FERNANDES 1937*a*). Pour cette raison, nous nous bornons à présenter ici deux plaques équatoriales (fig. 5*a*, *b* et phot. 6, Pl. I) montrant nettement les caractères morphologiques des chromosomes. Dans ces figures (fig. 5*a* et *b*), les lettres A-G indiquent les paires chromosomiques dont nous croyons qu'elles correspondent à celles trouvées chez les autres espèces.

6. *Narcissus gaditanus* Boiss. et Reut.

Les chromosomes de cette espèce ont été eux aussi déjà décrits dans un travail précédent (FERNANDES 1939). Nous

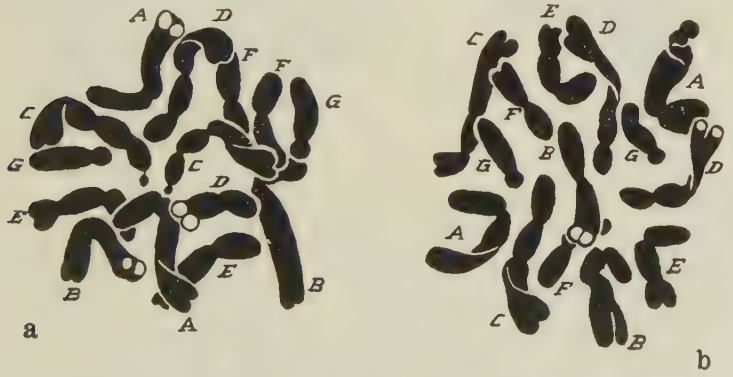


Fig. 6. — *N. gaditanus* Boiss. et Reut. *a* et *b*, Métaphases dans des celulles de la pointe végétative de la racine. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

nous bornerons donc à présenter ici deux métaphases pour montrer les caractères morphologiques des chromosomes. Comme pour les autres espèces, nous désignons les paires chromosomiques par les lettres A-G.

7. *Narcissus jonquilla* L.

a) *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp. — Cette belle variété de *N. jonquilla* a été recueillie dans le lit de la Xarrama, aux environs du village de Torrão. On la trouve aussi, au Portugal, à Castelo de Vide.

Comme nous l'avons montré dans un autre travail (FERNANDES 1939), cette variété possède 7 paires de chromosomes dont les caractères morphologiques sont les suivants (fig. 7*a*, *b* et phot. 1, Pl. I):

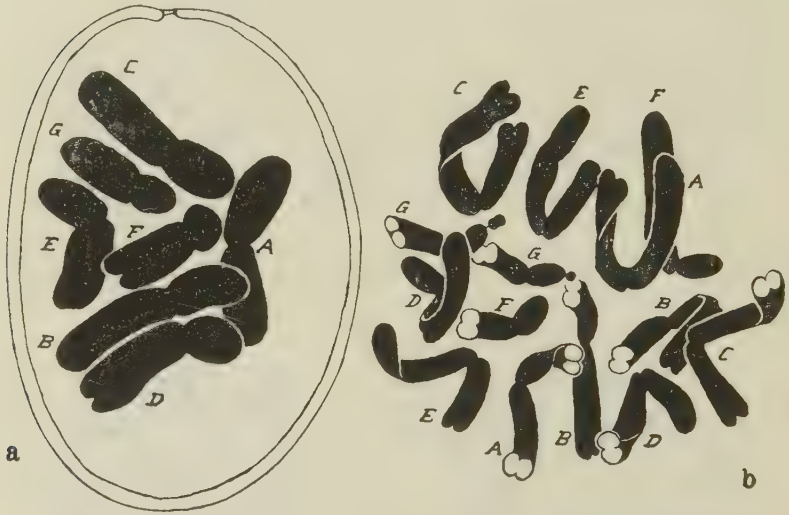


Fig. 7.—*N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp. *a*, Plaque haploïde dans un grain de pollen. Carnoy-carmin-acétique. × 2200. *b*, Métaphase somatique. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

A — Chromosome très long, presque isobrachial (Ll);

B — Chromosome très long, hétérobrachial, à branche courte dépassant la moitié de la branche la plus longue (Lm);

C — Chromosome morphologiquement semblable au type précédent; il s'en distingue, cependant, par la moindre longueur de la branche longue (Lm);

D — Chromosome long, hétérobrachial, ayant la branche courte moins longue que la moitié de l'autre branche (Lp);

E — Chromosome hétérobrachial, ayant la branche longue plus courte que la branche correspondante des types précédents et la branche courte dépas-

sant la moitié de la branche longue (l1); une constriction acinétique, localisée près de l'extrémité de la branche la plus longue, a été observée dans quelques figures;

F — Chromosome semblable au type D, mais un peu plus court (lp);

G — Chromosome semblable au type précédent, mais pourvu d'un satellite à l'extrémité de la branche courte (lp').

Comme nous l'avons montré aussi dans le travail ci-dessus mentionné (FERNANDES 1939), la microsporogenèse, en dehors de quelques irrégularités peu fréquentes (non-

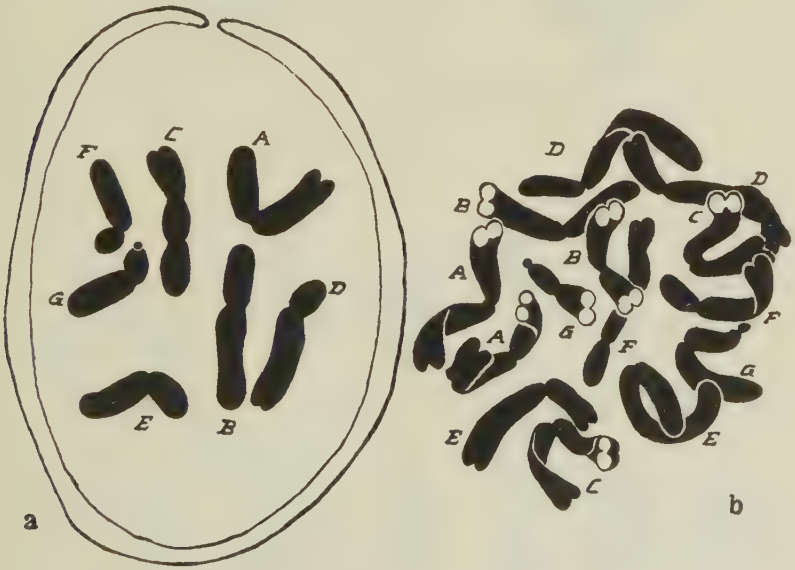


Fig. 8. — *Jonquille simple odorante. a,* Métaphase dans un grain de pollen. Carmin-acétique. × 2200. *b,* Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine; hématoxyline ferrique. × 2750.

-orientation de bivalents et formation éventuelle d'univalents), a lieu régulièrement et, du fait de cette régularité, la plupart des grains de pollen sont bien conformés (86 %).

Les chiasmata intersticiels à la métaphase sont assez rares. La terminalisation, à ce stade, est assez élevée (coefficient de terminalisation = 0,978) et le plus souvent quatre des bivalents possèdent un seul chiasma terminal, tandis que les trois autres en possèdent deux.

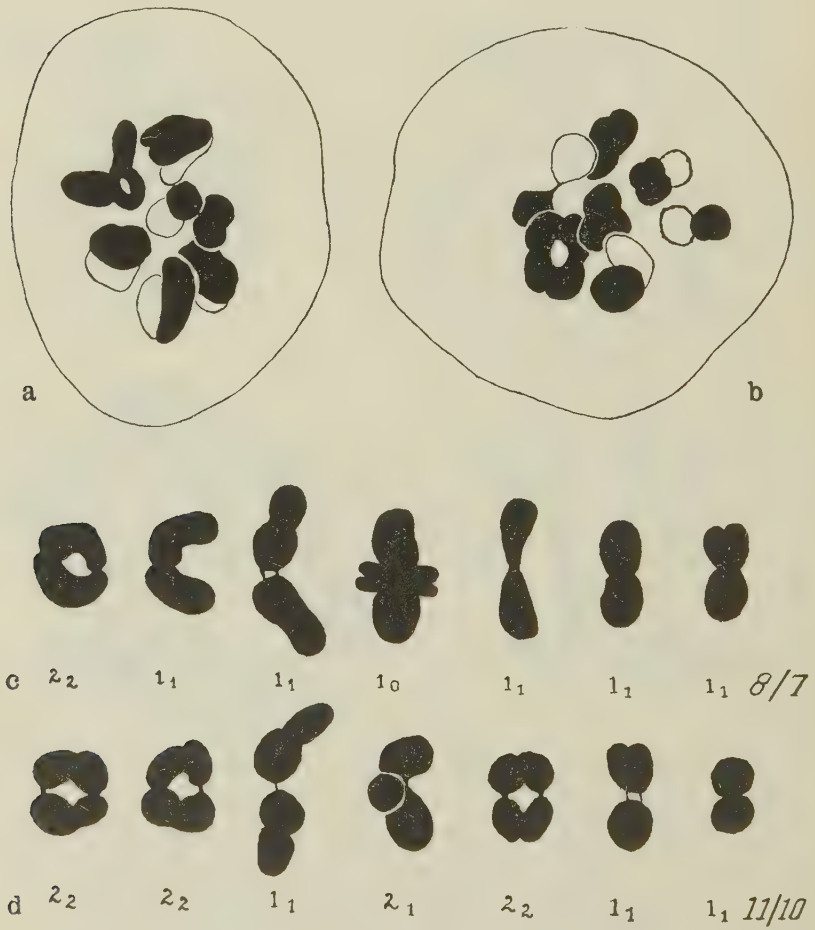


Fig. 9. — *Jonquille simple odorante. a, b,* Vues polaires de la métaphase hétérotypique. *c, d,* Les bivalents de deux plaques dessinés séparément; le nombre des chiasmata total et terminal est donné pour chaque bivalent, ainsi que pour les sept bivalents ensemble. Chromo-formol; violet de gentiane. × 2200.

b) *Jonquille simple odorante.* — Il s'agit d'une forme horticole de *N. jonquilla* L., correspondant entièrement à

Fig. 10. — *Jonquille simple odorante.* Bivalents au diplotène montrant une faible association, mise en évidence par la formation d'un petit nombre de chiasmata. La Cour 2BE. × 2200.

cette espèce par ses caractères de morphologie externe. Comme chez la variété *Henriquesi,* nous avons dénombré

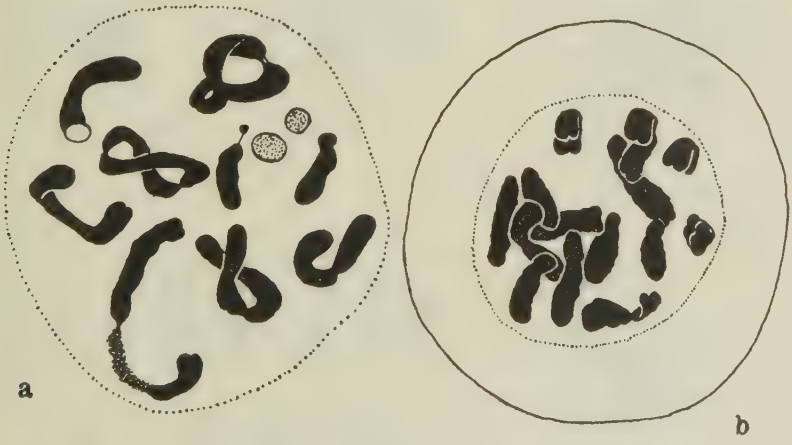


Fig. 11. — *Jonquille simple odorante. a,* Diacinèse à $5_{II} + 4_{I}$. *b,* Diacinèse à 14 univalents. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

7 et 14 chromosomes, respectivement, dans les grains de pollen (fig. 8*a* et phot. 2, Pl. I) et dans les cellules du méristème radiculaire (fig. 8*b*). Quant aux types chromoso-

miques, nous avons constaté qu'ils étaient les mêmes que ceux que nous avons trouvés chez la variété *Henriquesi*, ce qui est mis en évidence par l'analyse des figures 8*a* et *b* et

Fig. 12. — *Jonquille simple odorante. a-i,* Métaphases de la division hétérotypique. Explication dans le Tableau I. La Cour 2BE; violet de gentiane. × ap. 1400.

phot. 2, Pl. I, dans lesquelles nous indiquons aussi les sept types existant par les lettres A-G.

Pour étudier la méiose, nous avons fixé des anthères en 1934 et en 1937. Le matériel de 1934 nous a montré un comportement absolument normal. C'est ainsi que nous avons seulement trouvé des diacinèses et des métaphases

Tableau I

Type d'association	14_I (Fig. 12 *a*)	$1_{II} + 12_I$ (Fig. 12 *b, c*)	$2_{II} + 10_I$ (Fig. 12 *d*)	$3_{II} + 8_I$ (Fig. 12 *e*)	$4_{II} + 6_I$ (Fig. 12 *f*)	$5_{II} + 4_I$ (Fig. 12 *g*)	$6_{II} + 2_I$ (Fig. 12 *h*)	7_{II} (Fig. 12 *i*)	
Nombre de cas	15	7	9	9	18	13	7	2	80
Pourcentage	18,75	8,75	11,25	11,25	22,5	16,25	8,75	2,5	100

(fig. 9 *a-d* et phot. 5, Pl. I) normales à 7 bivalents, en tout comparables à celles qui ont été observées chez la variété *Henriquesi*, et nous avons également constaté que la disjonction anaphasique ainsi que la seconde division étaient régulières. Cette régularité est bien mise en évidence par le fait que 95 % environ des grains de pollen étaient bien conformés.

Le matériel de 1937 a présenté, par contre, beaucoup d'anomalies. Peu de figures des divers stades de la prophase ont pu être analysées, car le matériel était pauvre en figures de ces stades et celles qui existaient présentaient une fixation défectueuse. Pour cette raison, nous n'avons réussi à examiner qu'une seule figure nette du diplotène. Les bivalents s'y présentaient assez longs et faiblement associés (fig. 10). Il est très probable que cette figure, en dehors des bivalents, possédait aussi des univalents. Cependant, comme les chromosomes sont très longs et qu'ils pourraient être associés sur une petite étendue, il nous a été impossible d'identifier ces univalents.

A la diacinèse, nous avons trouvé des figures présentant 14 univalents (fig. 11*b*) et d'autres montrant des nombres variables de bivalents et d'univalents (fig. 11*a*; 5 bivalents et 4 univalents).

A la métaphase, nous avons trouvé toutes les conformations possibles, depuis 14 univalents jusqu'à 7 bivalents (fig. 12*a-i*). Pour nous faire une idée de la fréquence de ces divers types d'association, nous avons étudié 80 figures des plus nettes et nous avons obtenu les résultats rassemblés dans le Tableau I.

Ce Tableau montre qu' assez souvent (18,75 %) tous les chromosomes se présentent sous la forme d'univalents; que les plaques offrant tous les chromosomes accouplés sont peu fréquentes (2,5 %); et que la conformation la plus fréquente est celle montrant $4_{II} + 6_{I}$ (22,5 %).

Un fuseau normal se développe et dans les plaques à 7 bivalents ceux-ci subissent, à l'anaphase, une disjonction régulière (fig. 13*a*). Dans les cellules possédant 14 univalents, ces corps se présentent clivés longitudinalement, mais les chromatides sont tenus ensemble dans la région du centromère. Ces univalents ne forment pas de plaque, mais se distribuent irrégulièrement dans la cellule, comme il se produit chez les plantes asynaptiques de *Zea Mays* (BEADLE 1930, 1933), chez la lignée «bd» de *Datura* (BERGNER, CARTLEDGE et BLAKESLEE 1934) et chez les plantes asynaptiques de *Hevea* (RAMAER 1935). Au fur et à mesure qu'avance l'anaphase, le clivage des univalents devient plus net, mais le plus souvent les chromatides ne se séparent pas et, malgré l'existence d'un fuseau normal, les univalents finissent par se disperser irrégulièrement en engendrant, à la télophase, un nombre variable de noyaux, dont la taille peut être assez différente, selon le nombre des chromosomes qui y ont été inclus. Une cloison se développe à l'équateur du fuseau et deux cellules-filles sont ainsi engendrées. Les noyaux sont répartis par les cellules-filles selon leur position et des distributions presque comparables ou assez inégales pourront résulter (fig. 16*a-c*).

Quelquefois, nous avons rencontré des cellules dans

lesquelles tous les micro-nucléi semblaient être sur le point de dégénérer. Nous n'avons observé la formation d'aucun noyau de restitution. Cependant, il est certain que des noyaux de ce type pourrons s'en former, puisque nous avons rencontré, à l'anaphase II, des cellules montrant

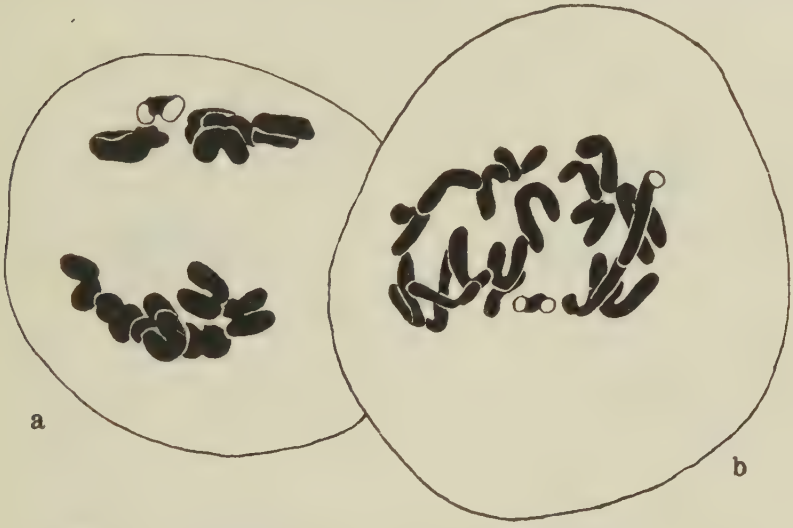


Fig. 13.—*Jonquille simple odorante. a,* Anaphase I montrant une disjonction régulière. *b,* Anaphase II résultant probablement de la division d'un noyau de restitution formé à la télophase I. La figure n'était pas suffisament nette et, pour cette raison, nous n'avons pas réussi à dessiner tous les 28 chromosomes. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

deux groupes de 14 chromosomes émigrant régulièrement vers les pôles (fig. 13*b*).

Dans les cellules possédant des bivalents et des univalents, la disjonction des bivalents a lieu d'une façon normale, tandis que les univalents peuvent se comporter d'une façon variable: 1) Après la disjonction des bivalents, les univalents forment une plaque secondaire (SIMONET 1932) plus ou moins régulière (fig. 14*a*) et ils se présentent clivés longitudinalement, sauf dans le point du centromère. Quelquefois, le centromère se divise et les chromatides se séparent. Ces chromatides pourront gagner les pôles

ou n'être pas inclus dans les groupes provenant de la disjonction des bivalents. Plus souvent, le centromère ne se divise pas et les univalents se répartissent au hasard; quelques-uns d'entre eux pourront gagner les pôles, mais plus fréquemment ils restent dans le cytoplasme (quelques-uns même dans le plan équatorial), où, isolément

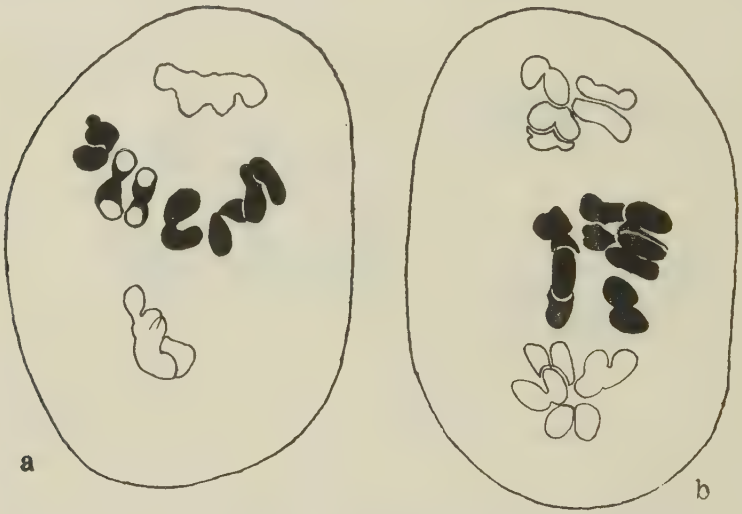


Fig. 14.—*Jonquille simple odorante. a, b,* Anaphases montrant 6 univalents entre les pôles. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

ou par groupes, ils pourront devenir, comme les chromatides de la modalité précédente abandonnés aussi dans le cytoplasme, des micro-nucléi, ou, en dégénérant, des «microcysts» (CHANDLER, PORTERFIELD et STOUT 1937); 2) Les univalents ne forment aucune plaque secondaire; ils se répartissent au hasard sans se diviser et leur destinée est la même que celle qui a été mentionnée ci-dessus; 3) Quelques univalents se comportent comme dans le cas 1, tandis que les autres se comportent comme dans le cas 2 (fig. 14*b*), leur destinée étant la même que celle indiquée pour les deux cas antérieurs.

Des ponts anaphasiques ont été aussi observés. Ainsi, les figures 15*a* et *b* montrent, chacune, un pont long, accompagné d'un fragment acinétique court et les figures 15*c* et *d*

montrent une même cellule qui présentait, simultanément, deux ponts (un formé par un bivalent plus long et l'autre par un couple plus court) dépourvus, tous les deux, de fragment acinétique.

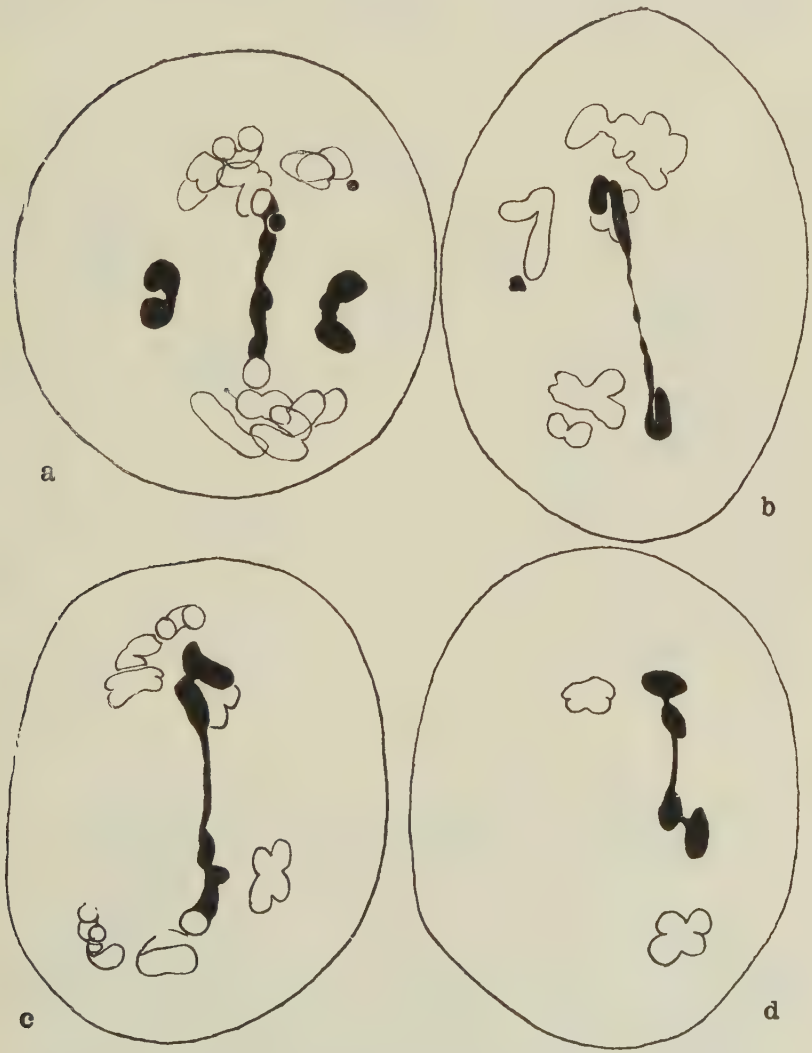


Fig. 15. — *Jonquille simple odorante.* Ponts à l'anaphase I Les figures *c* et *d* montrent la même cellule à deux hauteurs focales différentes. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

Les ponts longs accompagnés de fragments courts pourraient avoir été engendrés par suite de la formation d'un chiasma dans une inversion, localisée à l'extrémité distale des branches les plus longues des chromosomes accouplés (RICHARDSON 1936; DARLINGTON 1937). Les ponts du deuxième type, où aucun fragment n'a été identifié, pour-

Fig. 16.—*Jonquille simple odorante.* Quelques-unes des répartitions de noyaux observées à la télophase I. La Cour 2BE; violet de gentiane. × ap. 1650.

raient résulter da la fusion de chromatides bout-à-bout. L'apparition de ces anomalies chez le matériel de 1937 a un certain intérêt, vu que nous n'avons pas trouvé de semblables irrégularités dans le matériel de 1934.

A la télophase, le phragmoplaste fonctionne normalement et, comme nous l'avons déjà remarqué, une cloison

se développe divisant la cellule-mère en deux cellules-filles. La répartition de la matière chromatique entre ces deux cellules peut être assez variée. Ainsi: 1) chacune des cellules peut posséder un seul noyau normal à 7 chromosomes (cas résultant de la disjonction des plaques normales à 7 bivalents); 2) les deux cellules peuvent posséder un seul noyau

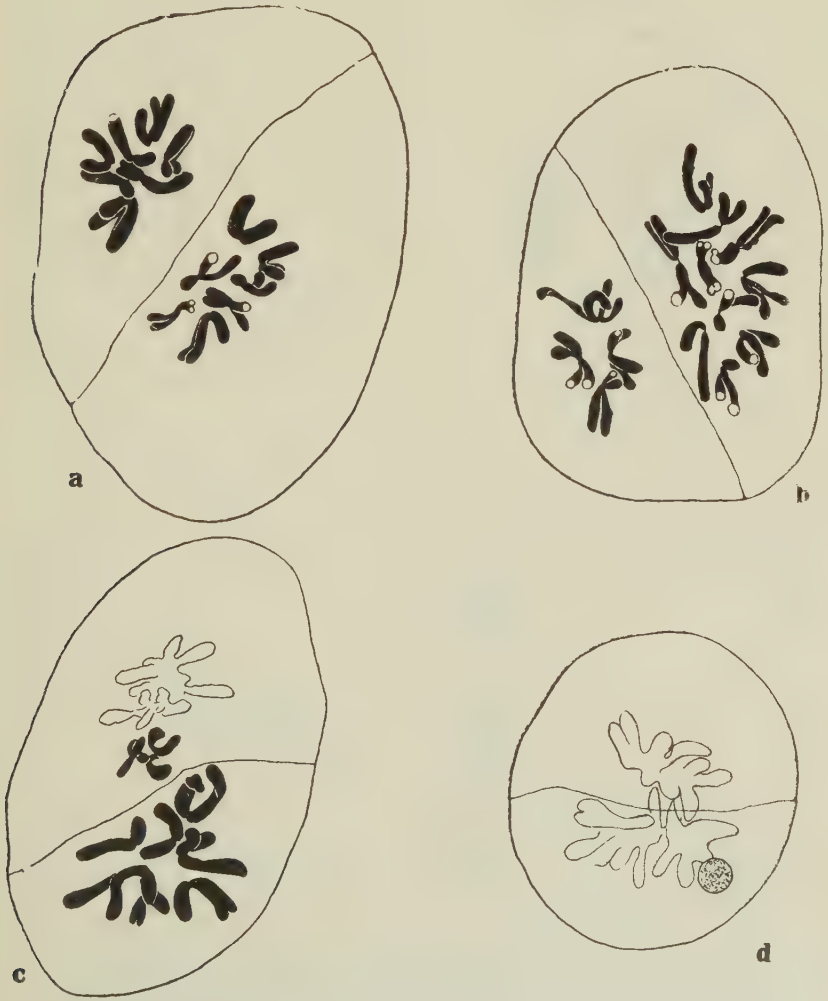


Fig. 17. — *Jonquille simple odorante.* Métaphases de la division homéotypique. Explication dans le texte. La Cour 2BE; violet de gentiane. × ap. 1650.

chacune, plus ou moins inégal; 3) une des cellules possède un noyau plus volumineux et des micro-nucléi; l'autre n'a que le noyau plus volumineux (fig. 16*b*); 4) chacune des cellules est pourvue d'un noyau plus volumineux et de micro-nucléi, dont le nombre et la taille peuvent être varia-

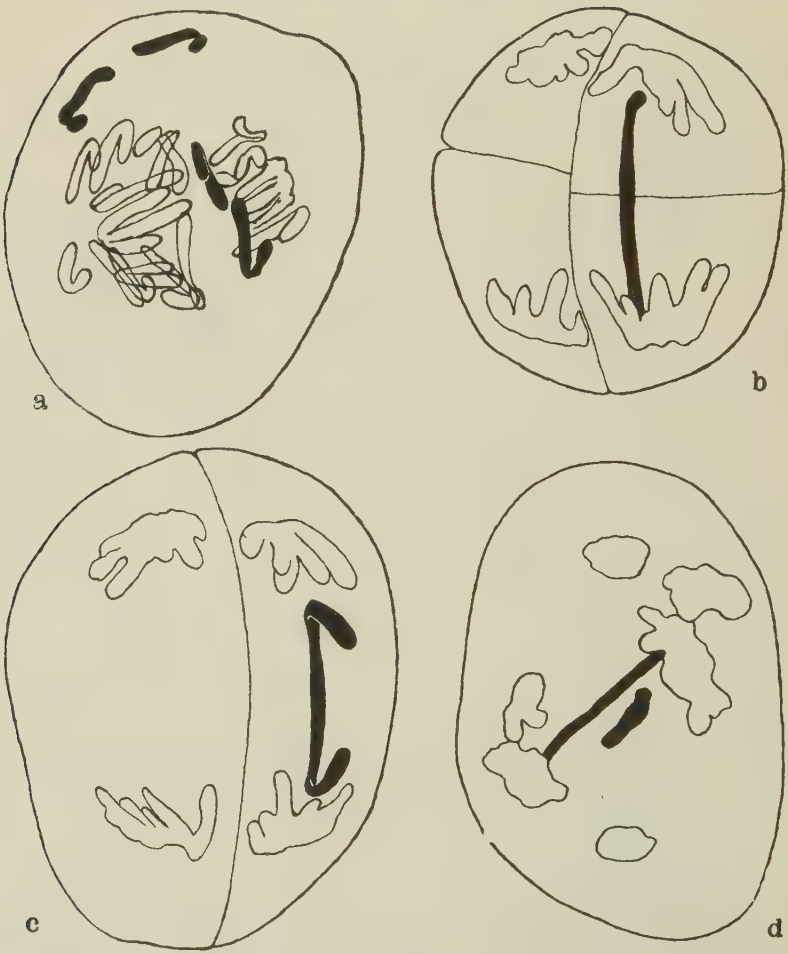


Fig. 18. — *Jonquille simple odorante.* *a*, Cellule montrant quatre anaphases à la division II, dont deux (en noir) correspondent à la disjonction de deux plaques accessoires à un seul chromosome. *b* et *c*, Télophase et anaphase II montrant des ponts. *d*, Anaphase II montrant un pont et un retardataire. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2200.

bles (fig. 16*c*); 5) les deux cellules possèdent seulement des micro-nucléi (fig. 16*a*); etc.

Les univalents qui sont restés dans le plan équatorial subissent les altérations télophasiques et l'action du développement de la cloison (fig. 16*c*) qui finit par les cliver en donnant ainsi naissance à deux micro-nucléi.

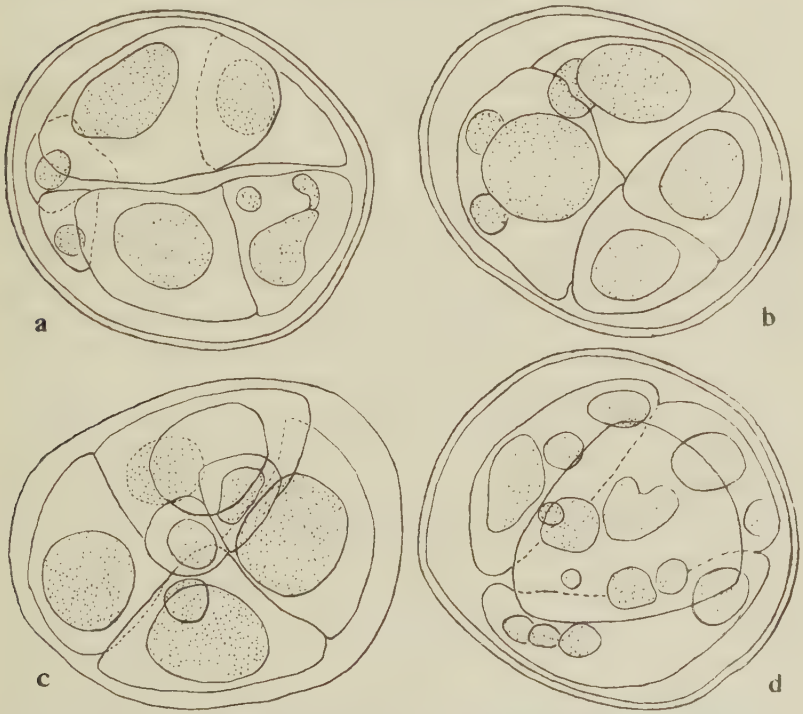


Fig. 19. — *Joaquille simple odorante.* «Tétrades» irrégulières. Carnoy-carmin-acétique. × ap. 1400.

A la métaphase de la division homéotypique, nous avons trouvé des plaques normales à 7 chromosomes (fig. 17*a*) et d'autres montrant plusieurs répartitions inégales (p. e., 10: 4, fig. 17*b*).

La plupart des fois tous les chromosomes se présentent clivés longitudinalement, ce qui montre que plus fréquemment la séparation des chromatides des univalents n'a pas lieu à l'anaphase I. En dehors de ces figures, nous en

avons très souvent trouvé d'autres présentant des plaques accessoires, à nombres chromosomiques variables (fig. 17*c*). Quelquefois, certains micro-nuléi peuvent dégénérer et former des «microcysts» à la métaphase II (fig. 17*d*).

Par suite des répartitions chromosomiques inégales, de l'existence de plaques accessoires, de la formation de ponts et de l'apparition de retardataires, les anaphases II de la grande majorité des cellules sont très irrégulières (figs. 18*a-d*) et des «tétrades» anormales sont ainsi engendrées. La complexité de ces «tétrades» est bien mise en évidence par l'analyse des figures 19*a-d*.

La description que nous venons de faire montre que le matériel de 1937 a présenté un comportement semblable à celui qui a été observé chez les plantes asynaptiques (*Zea, Triticum, Rumex* et *Datura*). D'autre part, on sait, d'après les observations de beaucoup d'auteurs, que des phénomènes comparables peuvent être provoqués par les variations des conditions du milieu, particulièrement par les variations de température (de MOL 1921, 1923, 1934*a*, *b*, 1936; BORGENSTAM 1922; BELLING 1925; SAKAMURA et STOW 1926, 1927; MICHAELIS 1926, 1928; HEILBORN 1930; CÂMARA 1935, 1936; OEHLKERS 1935, 1936; SAX 1936; STRAUB 1936, 1937*a*, *b*; HASELWARTER 1937; ZÜRN 1937).

Dans notre cas, il ne s'agit pas de plantes asynaptiques, puisque les anthères produites par ces mêmes plantes en 1934 ont présenté un comportement normal. Les irrégularités doivent sans doute être attribuées au fait que les plantes, en 1937, ont été soumises aux conditions de culture suivantes: — Nos plantes sont cultivées en pots dans une petite enceinte du Jardin Botanique, exposée au Sud-Est et extrêmement chaude. Pour protéger les bulbes des températures assez élevées des mois de Juin, Juillet, Août et Septembre, nous avons transporté les plantes, au commencement du mois de Juin, dans un cloître assez frais existant à l'intérieur des bâtiments de l'Institut. Elles y sont restées jusqu'à la fin du mois de Septembre, date à laquelle les plantes ont été ramenées dans le Jardin. Nous avons alors remplacé la terre des pots, après quoi les bulbes ont été

arrosés. Le mois d'Octobre 1937 étant très chaud, les plantes ont été soumises, par suite du transfert du cloître au Jardin, à une variation de température assez considérable. Nous croyons que cette variation de température et l'arrosage ont «forcé» les plantes qui ont ainsi fait les divisions réductrices vers le 4 Octobre, tandis que ces mêmes plantes, en 1934, année où elles n'ont subi aucun traitement, les ont fait beaucoup plus tard, vers le 11 Décembre. Nous croyons donc que cette variation de température a provoqué le comportement irrégulier.

Le manque d'accouplement des chromosomes à la métaphase hétérotypique pourra être provoqué, comme il est bien connu, par manque d'appariement des chromosomes au zygotène, par manque de formation de chiasmata aux premiers stades du diplotène, ou encore par la disparition des chiasmata aux stades plus avancés de la prophase, en conséquence d'une terminalisation accélérée.

Pour éclaircir ce problème, il faudrait faire une étude détaillée du zygotène, du pachytène et des premiers stades du diplotène et analyser le comportement des chiasmata jusqu'à la métaphase. Comme notre matériel était fort pauvre en figures de prophase, nous n'avons pas pu entreprendre cette étude. Ce problème, d'ailleurs, a été déjà envisagé particulièrement par l'école de Freiburg i. Br. (OEHLKERS 1935, 1936; STRAUB 1936, 1937 *a*, *b*; HASELWARTER 1937; et ZÜRN 1937), aux travaux de laquelle nous renvoyons le lecteur.

Comme nous n'avons pas trouvé de ponts dans le matériel de 1934 et que nous en avons rencontrés dans le matériel de 1937, nous pourrons conclure que le choc, subi par les plantes en 1937, a provoqué, en dehors des modifications des conditions d'accouplement des chromosomes, des altérations structurelles parmi lesquelles se trouvent probablement des fusions de chromatides bou-à-bout et des inversions à l'extrémité des branches de quelques chromosomes. Il se pourrait que ces modifications des chromosomes eussent eu lieu pendant la division prè-méiotique ou pendant la prophase méiotique.

Les variations des conditions du milieu survenues dans nos cultures pourront sans doute aussi se produire

dans les conditions naturelles, puisqu'il suffirait d'une simple période pluvieuse accompagnée d'un abaissement de température et suivie d'une autre période chaude. Or, ces conditions climatiques étant très fréquentes chez nous vers la fin de Septembre, il pourrait bien arriver que les anomalies observées dans nos cultures apparaissent également dans les conditions naturelles. Les plantes ayant subi le choc présenteraient une floraison précoce et, comme la majorité de leurs gamètes est dégénérée, il y aurait une grande probabilité pour que les gamètes diploïdes, qui,

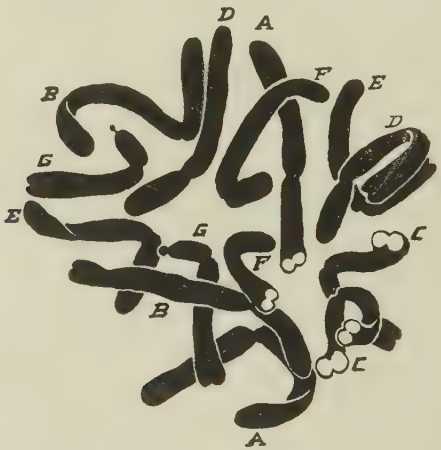


Fig. 20. — *Jonquille double odorante.* Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine; hématoxyline ferrique. × 2750.

comme nous l'avons vu, peuvent se former, s'accouplent et engendrent des formes tétraploïdes. A ce processus doit sans doute être attribuée la formation à l'état naturel de beaucoup de formes tétraploïdes.

c) *Jonquille double odorante.* — Cette forme horticole à fleur double possède une garniture chromosomique semblable en tout à celle qui a été établie pour la variété *Henriquesi* et pour la forme *Jonquille simple odorante* (fig. 20).

8. *Narcissus jonquilloides* Willk.

Cette espèce a déjà fait l'objet d'un travail antérieur (FERNANDES 1939). Nous y avons montré qu'elle possède 21

chromosomes, dont 14 correspondent à la garniture diploïde de *N. jonquilla* (fig. 21 *a*, *b*; les paires chromosomiques A-G) et 7 à la garniture haploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. (fig. 21 *a*, *b*; les chromosomes désignés par les lettres H-N).

Nous basant sur ce fait et sur d'autres fournis par

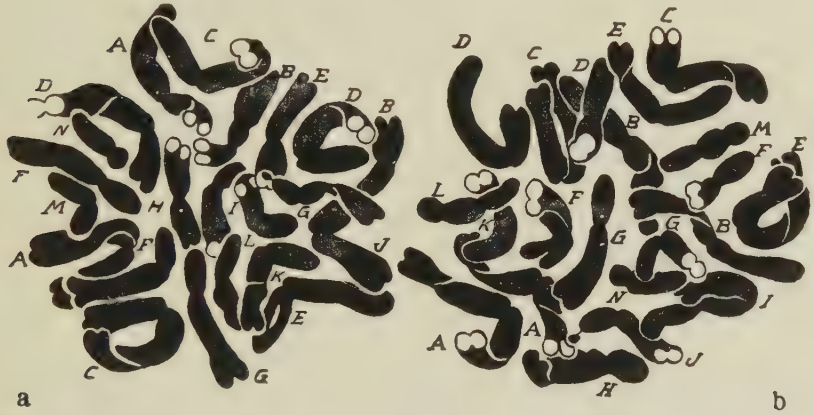


Fig. 21. — *Narcissus jonquilloides* Willk. Plaques équatoriales dans des cellules du méristème radiculaire. Les paires chromosomiques A-G correspondent à la garniture diploïde de *N. jonquilla* et les chromosomes H-N à la garniture haploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut. Navachine; violet de gentiane. × 2750.

l'étude de la méiose, de la morphologie externe, de la phénologie et de la répartition géographique, nous avons montré aussi, dans ce même travail, que *N. jonquilloides* n'est qu'un hybride, engendré par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus* Boiss. et Reut.

RÉPARTITION GÉOGRAPHIQUE

L'étude détaillée de la répartition géographique des plantes offre, à présent, des difficultés considérables. En effet, pour obtenir des données exactes, il faudrait que l'investigateur eût à sa disposition toutes les collections possédant des échantillons des espèces concernant son étude.

Cela n'étant pas possible, le chercheur a dû se borner aux indications bibliographiques et demander aux herbiers les listes des stations qui y sont représentées. Etant donné l'impossibilité de rassembler toutes les indications bibliographiques et le fait que les listes émanant des herbiers, ainsi que les données bibliographiques, peuvent donner des renseignements inexacts (il arrive assez souvent que des espèces sont confondues avec d'autres; que quelques espèces, considérées par certains auteurs comme des variétés d'autres espèces, ont été mises dans l'herbier sous le nom de ces dernières; etc.), on comprend que cette méthode de travail ne soit pas satisfaisante. En dehors de ces difficultés, l'étude des narcisses, ainsi que celle de beaucoup d'autres plantes cultivées, soulève encore la difficulté de savoir si certaines localités correspondent à des stations spontanées ou subspontanées.

En dépit de ces difficultés et bien que nous n'ayons pu, à cause de la guerre d'Espagne, obtenir les renseignements que les herbiers espagnols auraient pu nous fournir, nous avons essayé de faire l'étude de la répartition géographique des espèces qui font l'objet de ce travail. Il est probable que quelques données, concernant certaines stations, ne seront pas exactes. Cependant, nous croyons, puisque nous avons fait un choix critique des localités, que les erreurs ne seront pas nombreuses et qu'elles n'affectent pas les résultats. Voici les données obtenues:

N. juncifolius Lag. se rencontre en Espagne, en France et, selon PARLATORE, en Corse, au Mont Renoso (1). Après une étude critique, il nous semble que nous pourrons établir comme suit la liste des localités de cette espèce:

Corse: Mont Renoso.
France: Des Bouches-du-Rhône (inclusivement) aux Pyrénées-Orientales (inclusivement); Hautes-Pyrénées; Vaucluse; Cévennes; Lot (ROUY, Flore de France, XIII).

(1) La citation de COLMEIRO (1889), qui mentionne *N. juncifolius* au Portugal, dans la Serra de Monchique, est inexacte, puisque aucun spécimen n'existe dans les herbiers portugais. Il s'agit sans doute d'une confusion avec *N. gaditanus*.

Espagne:

Cataluña: San Juliá de Sasera; Monserrat; Prats de Rey; Montagut; Vich; Llusanés; Besora; Puigsacau, aux environs d'Olot; La Mola; Corb; Sagaró.

Aragón: Mont Torrero, aux environs de Zaragoça; Moncayo; Tarazona; Calaceite; Torrecilla de Alcañiz; Castelserás; Blanca; Benedicto.

Navarra: Aux environs de Tudela.

Valencia: Peñagolosa; Monts Bernia; Monts Mongó.

Granada: Sierra de la Cabrilla; Sierra de la Nieve; Sierra de la Yunquera; Serranía de Ronda; Ojen.

Andalucía: Puerto Real; Sanlúcar de Barrameda; Molinillos de Trasierra, aux environs de Cordova; Cerro de San Cristóbal, aux environs de Grazalema.

La localité du Mont Renoso en Corse semble être douteuse, puisque *N. juncifolius* y a été ramassé par REQUIEN seulement en 1847 et qu'il n'y a pas été revu depuis lors. COLMEIRO (1889) mentionne une autre localité, entre Cáceres et Trujillo, en Extremadoure espagnole. Comme quelques auteurs ont souvent confondu *N. juncifolius* et *N. jonquilla* et comme cette dernière espèce se rencontre à la Sierra de Guadalupe, il est probable que la localité entre Cáceres et Trujillo est inexactement indiquée et que les exemplaires qui y furent récoltés étaient des *N. jonquilla*. L'apparition de *N. juncifolius* à Menorca, également d'après les données de COLMEIRO, nous semble douteuse, puisque KNOCHE (1921) ne mentionne pas cette espèce. COLMEIRO indique, pour *N. jonquilla*, deux localités en Aragon: Moncayo et Tarazona. Il se pourrait que les spécimens de ces stations fussent en réalité des exemplaires de *N. juncifolius* et, devant cette probabilité, nous mentionnons ces stations comme étant des localités de *N. juncifolius*.

D'après les données de la liste ci-dessus, nous avons

élaboré la carte de la figure 22, dans laquelle l'existence de *N. juncifolius* à Menorca et en Corse est signalée d'une façon douteuse.

Comme nous l'avons dit, quelques auteurs ont souvent

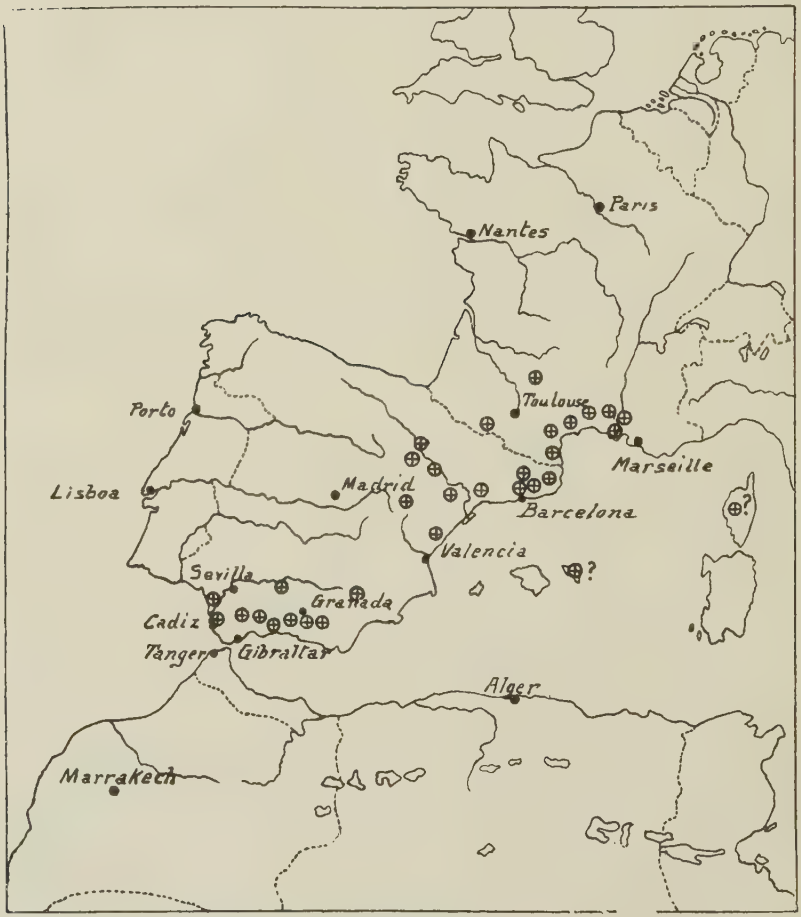


Fig. 22.—Aire géographique de *N. juncifolius* Lag.

confondu *N. juncifolius* avec *N. jonquilla*. C'est pourquoi il est probable que certaines stations considérées comme appartenant à *N. jonquilla* sont en réalité des stations de *N. juncifolius* et que dans les localités où les deux espèces sont simultanément mentionnées (chacune par des auteurs

différents) seule une d'entre elles y existe. Il est donc probable que les stations de Monserrat, environs d'Olot, Moncayo, Tarazona, Peñagolosa et Menorca, mentionnées pour *N. jonquilla* et pour *N. juncifolius*, sont des stations de

Fig. 23. — Aire géographique de *N. jonquilla* L.

N. juncifolius. En accord avec cette présomption se trouve le fait que BLAZ LÁZARO É IBIZA, dans sa flore, indiquent que *N. jonquilla* se rencontre seulement dans le Sud et l'Ouest d'Espagne. Voici la liste des localités qui nous semble correcte et d'après laquelle la carte de la figure 23 a été élaborée:

Castilla-la-Nueva: Monts des environs de Toledo.
Granada: Sierra de la Nieve.
Andalucía: Environs de Sevilla; Gilbraltar; Puerto de Santa Maria; Estepa; Pedroso; Sanlúcar de Barrameda; environs de Trasierra; Jerez de la Frontera.

Extremadura: Sierra de Guadalupe; entre Cáceres et Trujillo.

Portugal: Castelo de Vide; Torrão.

Narcissus gaditanus Boiss. et Reut. ne se rencontre que dans la région du Sud-Ouest de la Péninsule, depuis

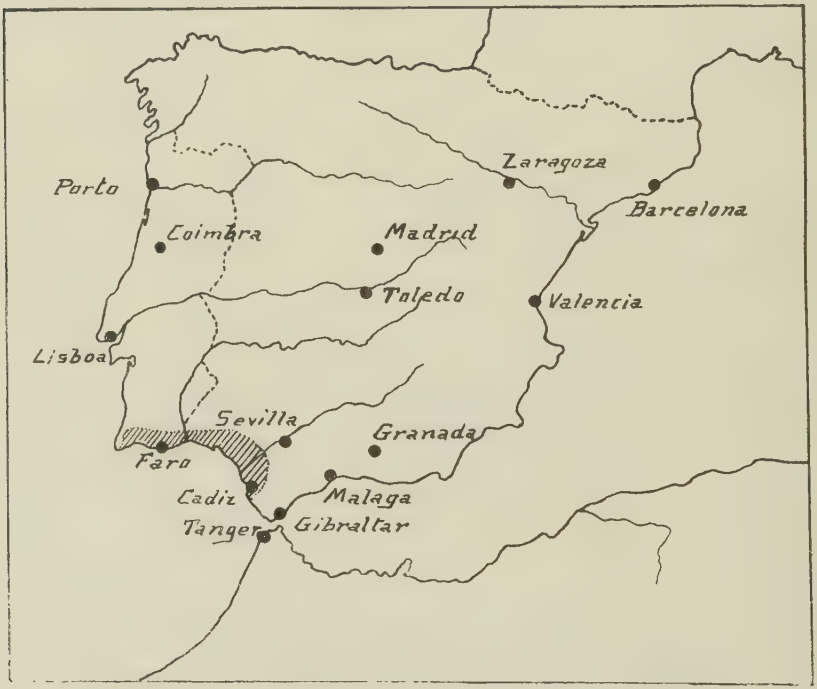


Fig. 24. — Aire géographique de *Narcissus gaditanus* Boiss. et Reut.

Chiclana presque jusqu'au Cap St. Vincent, comme le montre la liste des stations et la carte de la figure 24.

Andalucía: Cerro de San Cristóbal, aux environs de Grazalema; environs de Medina-Sidonia; entre Chiclana et Medina-Sidonia; environs de Cádiz; environs de Jerez de la Frontera; entre Ayamonte et Huelva.

Portugal: Entre Monchique et Lagos; São Bartolomeu de Messines; Odiaxere; Silves; Loulé.

En ce qui concerne *N. jonquilloides* nous avons réussi à établir la liste suivante des localités:

Andalucía: Entre Sevilla et Cádiz; Sanlúcar de Barrameda.

Portugal: Lagos; entre Monchique et Lagos; entre Monchique et Vila do Bispo; entre Alte et São Bartolomeu de Messines; entre Monchique et Vila Nova de Portimão; entre Vila Nova de Portimão et Lagos.

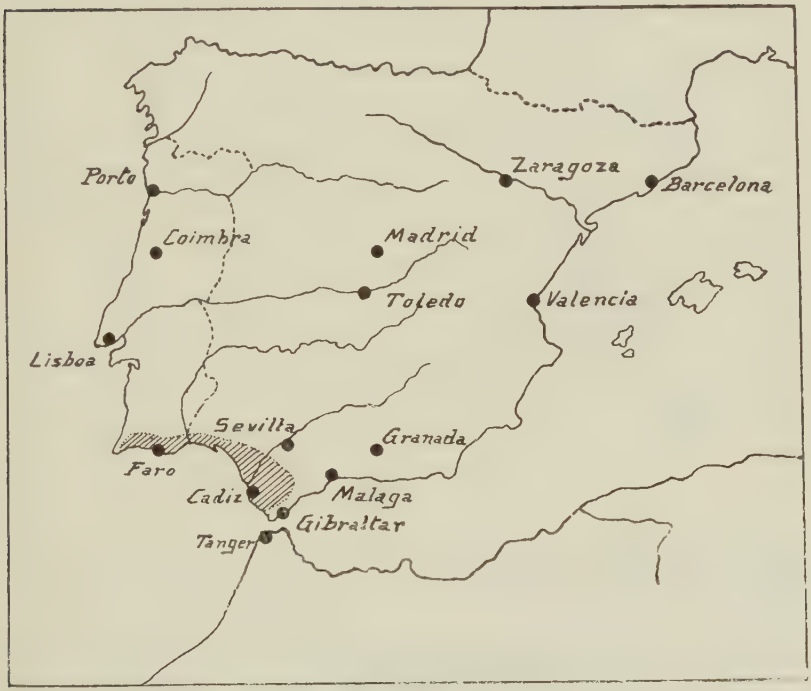


Fig. 25.—Aire géographique de *N. jonquilloides* Willk.

Bien que cette liste nous indique une aire discontinue, nous croyons qu'elle est ininterrompue depuis Cádiz presque jusqu'au Cap St. Vincent. Les aires géographiques de *N. jonquilloides* (fig. 25) et de *N. gaditanus* (fig. 24) sont ainsi presque superposables.

N. rupicola Duf. croît dans les fissures des rochers des

montagnes élevées d'Espagne et du Portugal. Il avance vers le Nord-Ouest de la Péninsule plus considérablement que toutes les autres espèces du même groupe, comme on le voit par la liste des localités et par la carte de la figure 26.

Fig. 26. — Aires géographiques de *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. Marvieri* Jahand. et Maire, *N. scaberulus* Henr. et *N. calcicola* Mend.

Jaen: Mojon Blanco de Aznatin; La Mata Bejid; Cerro la Vieja; Golondrina; Almadén occidental; Rastras de Albanchez.

Extremadura: Sierra de Majarreina, aux environs de Plasencia; Sierras de Guadalupe.

Castilla-la-Nueva: Sierra de Guadarrama; environs de Buitrago; Somosierra; Navacerrada; Monts del Escurial; Cuesta de San Pedro, aux environs de Chozas; Miraflores; Cerro de las Aguilas.

Castilla-la-Vieja: Sierra de Gredos; Puertos del Pico; Puertos de Serranillos; Sierra del Barco; Sierra-

luenga; Marichiva; Peñalara; Maliciosa; Cabeza de Hierro.

Léon: Sierra de Béjar.

Portugal: Serra da Estrêla; Trancoso; Serra do Caramulo; Trás-os-Montes; Serra de Montesinho; Póvoa de Lanhoso.

Les quatre autres espèces, *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. Marvieri* et *N. Watieri* sont, d'après les données actuelles, très localisées. Ainsi, *N. scaberulus* se rencontre seulement au Portugal (fig. 26) dans deux stations assez voisines: Oliveira do Conde et Bobadela (Oliveira do Hospital); *N. calcicola* (fig. 26) ne se rencontre que dans le massif calcaire de Pôrto de Mós (Mira d'Aire); *N. Marvieri* a été seulement trouvé, d'après JAHANDIEZ et MAIRE (1931), au Grand Atlas: Aït-Ougoudid; Djebel Guedrouz; Taourda (fig. 26); *N. Watieri* (fig. 26), enfin, est, comme l'espèce précédente, spéciale au Maroc et ne se trouve aussi qu'au Grand Atlas: Dj. Yagour; Arround; Tizi-n--Test; Dj. Ourgouz; Aït-Amer (JAHANDIEZ et MAIRE, *l. c.*).

DISCUSSION

Il existe, sur la question de la délimitation des espèces dans le groupe ici étudié, une grande diversité d'opinions parmi les auteurs. Les données caryologiques peuvent, dans quelques cas, fournir une contribution à la solution de quelques uns de ces problèmes. Ainsi:

Quelques auteurs considèrent *N. rupicola* Duf. comme une sous-espèce (BAKER 1888), ou comme une variété (ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1906, BOWLES 1934) de *N. juncifolius* Lag. *N. rupicola*, cependant, s'écarte de cette dernière par sa fleur sessile, ou pourvue d'un pédicelle très court, peu odorifèrante et toujours solitaire et par ses feuilles glauques, planes ou légèrement canaliculées sur la page supérieure et pourvues de deux ou trois côtes saillantes sur la page inférieure. Nous croyons que ces caractères sont suffisament importants et qu'ils justifient la séparation de *N. rupicola* en une espèce distincte. Les données caryolo-

giques, montrant que les idiogrammes de ces deux espèces sont assez distincts (fig. 27), coïncident avec cette opinion, adoptée aussi par GRAELLS (1859), WILLKOMM et LANGE (1861), SAMPAIO (1909-1914), COUTINHO (1913), etc.

N. gaditanus Boiss. et Reut. est considéré par quelques auteurs comme une sous-espèce (BAKER 1888) ou variété (ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1907, SAMPAIO 1909-1914, BOWLES 1934) de *N. juncifolius*. La première espèce, cependant, s'écarte de la deuxième surtout en ce qu'elle posséde des feuilles beaucoup plus étroites (filiformes), des fleurs plus petites, des tépales ovales-lancéolés et le tube du périgone courbe. Les différences morphologiques entre les deux espèces ne sont pas très accentuées et il en est de même pour les caractères caryologiques, puisque la comparaison des idiogrammes (fig. 27) montre qu'ils diffèrent surtout dans les caractères morphologiques d'une paire chromosomique qui est du type Pp' chez *N. juncifolius* et du type P. chez *N. gaditanus*. Aussi, étant donné que les idiogrammes sont distincts, les données caryologiques renforcent l'opinion des auteurs (BOISSIER et REUTER 1859, WILLKOMM et LANGE 1861, HENRIQUES 1887, COUTINHO 1913) qui considèrent *N. gaditanus* comme une espèce autonome.

Quelques auteurs considèrent *N. minutiflorus* Willk. comme une espèce distincte (WILLKOMM 1881-1885, HENRIQUES 1887, SAMPAIO 1931); d'autres comme une sous-espèce de *N. juncifolius* (BAKER 1888, ASCHERSON et GRAEBNER 1905-1907, BOWLES 1934); et d'autres, enfin, comme une sous-espèce de *N. gaditanus* (COUTINHO 1913). Parmi les exemplaires d'une population de *N. gaditanus*, recueillie à l'Algarve, nous avons trouvé aussi quelques échantillons qui correspondaient aux caractères de *N. minutiflorus* Willk. L'étude du nombre et de la morphologie des chromosomes nous a montré que ces exemplaires n'étaient pas caryologiquement différents de ceux identifiés comme *N. gaditanus*. Etant donné que *N. minutiflorus* s'écarte de *N. gaditanus* par des caractères peu marqués et que son idiogramme est semblable à celui de cette dernière, nous croyons, en accord avec COUTINHO (1913), que l'espèce en discussion pourra être considérée comme une sous-espèce

ou mieux comme une variété de *N. gaditanus* Boiss. et Reut.

N. scaberulus, décrit par JÚLIO HENRIQUES en 1888, a été considéré par SAMPAIO (1909-1914 comme une variété de *N. rupicola*. Ces deux formes présentent des idiogrammes semblables et, pour cette raison, les caractères caryologiques ne pourront aucunement nous aider pour la solution de ce problème. *N. scaberulus*, cependant, s'écarte de *N. rupicola* en ce qu'il possède des feuilles plus ou moins étalées, aux marges serrées; des fleurs (1-2) pédicellées, beaucoup plus petites; et une couronne subcylindrique. Ces caractères rendent, à notre avis, *N. scaberulus* assez distinct de *N. rupicola* et nous croyons qu'il pourra être considéré comme une espèce distincte.

N. calcicola est assez voisin de *N. scaberulus*, ce qui est aussi en accord avec les caractères caryologiques. Il s'écarte de la dernière espèce en ce qu'il est plus vigoureux; possède des feuilles généralement dressées, aux marges lisses; des fleurs plus grandes; une hampe florale striée, sub-comprimée; et des graines plus volumineuses.

N. Marvieri a été décrit par JAHANDIEZ et MAIRE en 1925. Plus récemment, MAIRE (1938) l'a consideré comme une variété de *N. rupicola*. Comme nous n'avons pu, faute de matériel, faire l'étude caryologique et examiner des spécimens de cette espèce, nous ne pourrons pas émettre d'opinion à ce sujet. Cependant, on constate, d'après la description de JAHANDIEZ et MAIRE et d'après les dernières données de MAIRE (1938), que les caractères qui le distinguent de *N. rupicola* sont peu marqués. Aussi, croyons-nous, en accord avec MAIRE (1938), qu'il pourra être considéré comme une variété de *N. rupicola*.

N. jonquilloides Willk. a été envisagé par quelques auteurs comme étant une espèce distincte (WILLKOMM 1881--1885, HENRIQUES 1887, BOWLES 1934); d'autres l'ont considéré ou comme une sous-espèce (BAKER 1888) ou comme une variété de *N. jonquilla* (ASCHERSON et GRAEBNER 1905--1907, COUTINHO 1913). L'étude caryologique détaillée, exposée dans un travail antérieur (FERNANDES 1939), a montré que cette espèce n'est qu'un hybride engendré par

le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus*. Les caractères de la morphologie externe montrent qu'il est assez voisin de *N. jonquilla*, mais il en diffère, d'après les propres paroles de WILLKOMM, «par son bulbe plus petit, par ses feuilles plus étroites et plus courtes que la tige, par ses pédoncules plus longs que la spathe, par ses fleurs plus petites et surtout par sa couronne presque aussi longue que les lobes du périgone» (WILLKOMM 1881-1885, p. 56 et 57). On constate donc que les caractères morphologiques permettant de distinguer *N. jonquilloides* de *N. jonquilla* correspondent ou bien à des conditions intermédiaires entre *N. jonquilla* et *N. gaditanus*, ou bien à des caractères de *N. gaditanus*. Les différences par rapport à cette dernière espèce sont bien marquées, puisque les plantes sont beaucoup plus vigoureuses; les feuilles plus larges; les fleurs plus grandes; et le tube du périgone droit.

De nombreuses recherches ont montré que, dans beaucoup de groupes végétaux, l'hybridation seule ou l'hybridation précédée ou suivie de certaines altérations chromosomiques a été un facteur d'importance dans la différenciation des espèces. Nous croyons qu'il est préférable de continuer à attribuer à ces espèces, dont l'origine hybride a été mise en évidence et dont l'existence à l'état spontané est certaine, des désignations spécifiques. De cette façon, étant donné que *N. jonquilloides* présente des différences marquées par rapport aux espèces dont il est le plus voisin, nous croyons qu'il peut être considéré comme une espèce distincte, cela en accord avec WILLKOMM (1881-1885), HENRIQUES (1887) et BOWLES (1934).

En conclusion de cette discussion, nous pourrons dire que le groupe Jonquilla du genre *Narcissus* est constitué par les espèces suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk.

En nous rapportant aux caractères de la morphologie externe, nous constatons que ces espèces peuvent être divisées en trois sous-groupes, à savoir:

A — Plantes petites; feuilles glauques relativement larges, légèrement canaliculées sur la page supérieure et pourvues de deux ou trois côtes saillantes sur la page inférieure; fleurs peu odorifèrantes:

N. scaberulus Henr.
N. calcicola Mend.
N. rupicola Duf.
N. Watieri Maire

B — Plantes petites; feuilles vertes, relativement plus étroites, légèrement canaliculées sur la page supérieure et convexes sur la page inférieure; fleurs odorifèrantes:

N. juncifolius Lag.
N. gaditanus Boiss. et Reut.

C — Plantes robustes; feuilles vertes, subcylindriques--jonciformes; fleurs très odorifèrantes:

N. jonquilla L.
N. jonquilloides Willk.

La comparaison des idiogrammes de toutes ces espèces montre que cette classification est tout-à-fait en accord avec les caractères caryologiques. Ainsi: *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. Watieri* possèdent des idiogrammes semblables, c'est-à-dire qu'ils appartiennent au même caryotype. Les deux espèces du sous-groupe B, *N. juncifolius* et *N. gaditanus*, sont aussi très voisines, puisque, comme nous l'avons déjà remarqué, leurs idiogrammes ne diffèrent que par une paire chromosomique qui est du type Pp' chez *N. juncifolius* et du type P. chez *N. gaditanus*. *N. jonquilla*, finalement, appartient à un autre caryotype, peut-être intermédiaire entre les deux précédents.

Ces faits montrent donc qu'il y a, dans ce groupe, un parallélisme assez net entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe et que, par conséquent, les caractères caryologiques pourront bien servir, en connexion avec les autres caractères (morphologiques, anatomiques, physiologiques et de la répartition géographique) à mettre au point les questions systématiques.

Il nous reste maintenant essayer à mettre en relief les processus selon quoi les espèces se sont probablement engendrées. Pour résoudre ce problème, il faut chercher l'idiogramme qui, selon toutes probabilités, est le plus primitif: c'est ce problème qui retiendra tout d'abord notre attention.

Les investigations caryologiques de quelques auteurs (LEWITSKY 1931, LEVAN 1935, BABCOCK, STEBBINS et JENKINS 1937, etc.) tendent à montrer que les types primitifs possèdent, en général, des caryotypes constitués par des chromosomes approximativement de même taille et isobrachiaux, tandis que les types récents montrent des garnitures à chromosomes inégaux, appartenant principalement aux types hétérobrachial et céphalobrachial. Cependant, comme ce principe peut être, ainsi que nous l'avons montré (FERNANDES 1933 *a*, 1934) faux, il sera nécessaire de le contrôler avec les données provenant d'autres sources d'information, particulièrement de la morphologie externe et de la répartition géographique. En suivant cette méthode, nous avons fait l'analyse des caryotypes des trois sous-groupes au point de vue le leur spécialisation et nous avons été amenés aux conclusions suivantes:

1 — Le caryotype du sous-groupe B (fig. 27) ne pourra pas être considéré comme primitif, puisque, constitué seulement par des chromosomes hétérobrachiaux, il offre une spécialisation assez nette. Les données de la répartition géographique, montrant que ce sous-groupe, du fait qu'il n'a pu avoir de représentants en Afrique du Nord, ne saurait être considéré comme primitif, s'accordent avec cette conclusion. Il en est de même pour les caractères de la morphologie externe qui indiquent que ce sous-groupe est assez différencié.

2 — L'idiogramme du sous-groupe C (fig. 27) ne pourra pas non plus, pour la raison invoquée à propos du sous-groupe précédent, être considéré comme primitif et cette conclusion s'accorde aussi avec les données de la répartition géographique et avec ceux fournis par les caractères de la morphologie externe.

3 — L'idiogramme du sous-groupe A (fig. 27) possède, en dehors des chromosomes hétérobrachiaux semblables à ceux qui se trouvent chez les deux autres sous-groupes, deux paires chromosomiques isobrachiales dont une très longue. Ces caractères l'indiquent donc comme étant l'idiogramme le plus primitif du groupe Jonquilla. Cette conclusion est conforme aux données de la répartition géographique qui indiquent que ce sous-groupe est primitif, puisqu'il possède une aire disjointe et assez étendue (depuis le Grand Atlas jusqu'aux montagnes de la Province de Léon et du Nord du Portugal). Les données de la morphologie externe semblent s'accorder aussi avec cette conclusion, puisque ce sous-groupe est caractérisé par des fleurs peu odorifèrantes et que l'une des espèces, *N. scaberulus*, possède des fleurs assez petites, caractères qui peuvent être considérés comme primitifs.

Comme le groupe est très homogène, il est probable qu'il a eu une origine monophylétique et que la souche en a été une espéce possèdant un idiogramme semblable à celui que nous trouvons dans le sous-groupe A.

Nous pourrons maintenant, par l'étude comparative des idiogrammes, essayer d'éclaircir les processus au moyen desquels les espèces ont pris naissance. Cet étude nous a conduit aux résultats suivants:

1 — Les espèces *N. scaberulus*, *N. calcicola*, *N. rupicola* et *N. Watieri* ont pris naissance au moyen de mutations factorielles seules ou au moyen de mutations factorielles accompagnées de remaniements chromosomiques qui ne peuvent pas être mis en évidence par la simple comparaison des chromosomes somatiques (inversions, translocations réciproques de segments égaux, petites délections, etc.).

Deux cas auraient pu se présenter: a) Toutes les espèces auraient été engendrées à partir de la même espèce primitive; b) l'espèce primitive a engendré une ou plusieurs espèces qui, à leur tour, ont donné naissance à d'autres. Nous croyons, pour des raisons géographiques et morphologiques, que la deuxième façon de concevoir les choses est la plus probable et que de l'espèce primitive se sont diffé-

renciées directement *N. rupicola* et *N. scaberulus*. *N. rupicola* aurait ensuite engendré la variété *Marvieri* (*N. Marvieri* Jahand. et Maire) qui, à son tour, par mutation des facteurs de la couleur des fleurs, aurait engendré *N. Wa-*

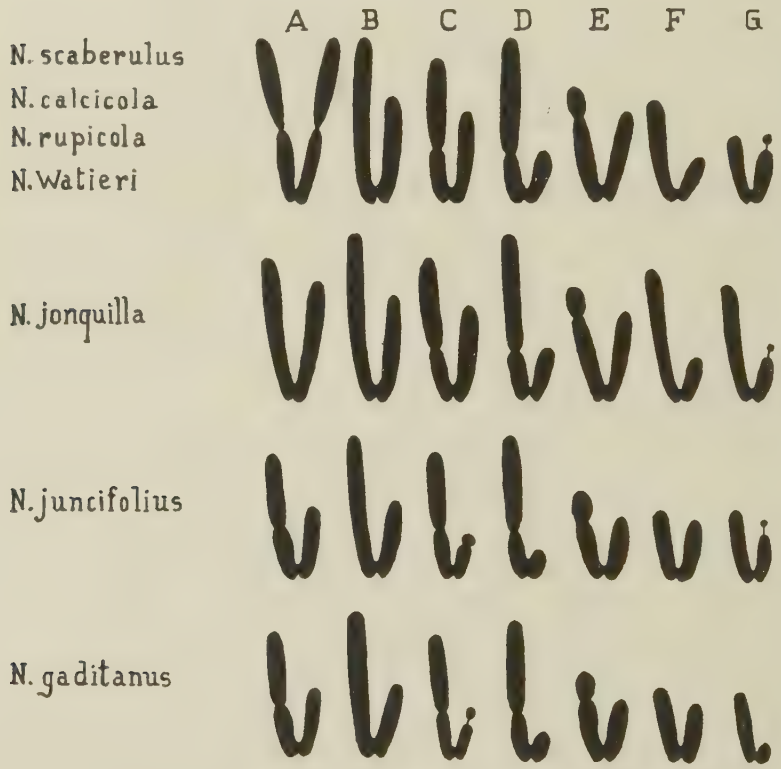


Fig. 27. — Schéma montrant les idiogrammes de toutes les espèces du groupe Jonquilla. On pourra, d'après la comparaison de ces idiogrammes, inférer les processus qui ont agi dans l'évolution du groupe.

tieri. *N. scaberulus*, qui, parce qu'il possède quelques caractères primitifs, pourrait probablement être considéré comme le représentant direct de l'espèce primitive, c'est-à-dire une forme spécialisée de cette espèce primitive, aurait, à son tour, engendré *N. calcicola*.

2 — La comparaison de l'idiogramme primitif avec celui de *N. jonquilla* (fig. 27) montre que les paires B, C, D et

E se correspondent complètement, tandis que les autres, A, F et G, sont différentes. Ainsi: la paire A, qui est du type LL dans l'idiogramme primitif, est du type Ll chez *N. jonquilla* et présente encore la branche L plus courte; la paire F, qui est du type lp chez les deux caryotypes, offre, chez *N. jonquilla*, la branche l un peu plus longue; la paire G, finalement, est du type PP' dans l'idiogramme primitif et du type lp' chez *N. jonquilla*. Ces faits montrent donc que l'idiogramme de *N. jonquilla* pourrait avoir été engendré par la fusion de deux gamètes également modifiés, formés par suite des translocations de deux segments, provenant de chacune des branches du chromosome A, vers la branche l du chromosome F et la branche non-satellitifère du chromosome G. Les conséquences génétiques provoquées par ces translocations, celles provoquées peut-être par d'autres remaniements chromosomiques que ces études n'ont pas montré et celles provenant de mutations factorielles pourraient donc être responsables de l'apparition de *N. jonquilla*.

3 — La comparaison de l'idiogramme primitif avec celui de *N. juncifolius* montre qu'il y a eu, dans la différenciation de cette espèce, des modifications beaucoup plus profondes que celles qui ont produit la différenciation de *N. jonquilla*. Tout d'abord, comme les chromosomes de *N. juncifolius* sont plus courts que ceux de l'idiogramme primitif, nous croyons à une mutation d'un gène contrôlant la taille des chromosomes et ayant provoqué son raccourcissement. L'existence de ce gène et la survie de cette mutation sont rendus probables par le fait que chez *N. jonquilloides*, forme engendrée par l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus* (cette espèce est tout-à-fait voisine de *N. juncifolius)*, les chromosomes de *N. jonquilla* subissent un raccourcissement sous l'influence du génome *gaditanus* (voir FERNANDES 1939). De cette façon, les paires chromosomiques B, C, D, E et G correspondront aux chromosomes indiqués par les mêmes lettres dans l'idiogramme primitif et la différence très nette qu'on peut remarquer dans la

longueur des branches courtes pourra être attribuée au raccourcissement provoqué par l'action génique (les raccourcissements correspondants des branches longues ne pourraient pas être mis en évidence avec autant de netteté à cause de l'extraordinaire longueur de ces mêmes branches).

En dehors de l'action génique qui a produit cette différence très marquée, nous croyons aussi que la différenciation de l'idiogramme de *N. juncifolius* a été également accompagnée d'autres phénomènes, en particulier d'éliminations de segments chromosomiques. Cette idée est rendue probable par la comparaison des chromosomes A et F. En effet, le chromosome A est isobrachial dans l'idiogramme primitif, tandis qu'il est hétérobrachial chez *N. juncifolius*; nous croyons donc qu'il a perdu un segment d'une de ces branches et cette perte l'a rendu hétérobrachial. Le chromosome F est du type lp dans l'idiogramme primitif et du type pp chez *N. juncifolius;* il pourrait donc avoir été engendré par la perte d'un segment de la branche l.

En dehors de ces altérations il est aussi probable que d'autres modifications, telles que des translocations, sont encore survenues. Un de ces phénomènes semble être mis en evidence par le chromosome F, puisque la branche courte de ce chromosome est plus longue chez *N. juncifolius* que dans l'idiogramme primitif.

4 — La comparaison des caractères de la morphologie externe de *N. juncifolius* avec ceux de *N. gaditanus* montre, comme nous l'avons déjà remarqué, que ces deux espèces sont assez voisines. La comparaison des idiogrammes, tout en confirmant ce fait, montre de plus que *N. gaditanus* s'est différencié à partir de *N. juncifolius* et non à partir de l'espèce primitive. Le mécanisme de cette différenciation peut être inféré de l'étude comparée des idiogrammes: — Les paires chromosomiques A, B, D, E et F se correspondent entièrement dans ces deux espèces, tandis que les paires chromosomiques C et G, qui sont respectivement des types Lp et Pp' chez *N. juncifolius*, deviennent respectivement des types Lp' et P. chez *N. gaditanus*. Il semble donc que le chromosome G de *N. juncifolius* a perdu un

segment constitué par le satellite et une grande partie de la branche p et que le chromosome C est devenu satellitifère.

Pour expliquer l'apparition du nouveau type de chromosome satellitifère, deux hypothèses sont possibles: 1) il y a eu, avant l'élimination du segment du chromosome Pp' contenant la région nucléologénique, une translocation de toute ou d'une partie de cette même région dans le chromosome C; 2) le chromosome C était potentiellement nucléolaire du fait qu'il possédait une région nucléologénique qui était normalement dominée par celle existant dans le chromosome Pp'. Entre ces deux hypothèses, la deuxième nous semble la plus probable, puisque nous avons trouvé de nombreuses figures chez *N. juncifolius* dans lesquelles le chromosome C présentait une constriction acinétique isolant, à l'extrémité de la branche p, un petit corpuscule ayant l'aspect d'un satellite. Il est à remarquer de plus que chez *N. reflexus* et *N. triandrus* (FERNANDES 1935), espèces qui possèdent des idiogrammes assez semblables à celui que l'on trouve chez *N. juncifolius*, il y a aussi un chromosome satellitifère de ce type.

Ces faits nous incitent à croire que *N. gaditanus* s'est différencié à partir de *N. juncifolius* par déficience d'un segment du chromosome Pp'. Il nous semble que les caractères de la morphologie externe s'accordent avec ce mécanisme de différenciation, puisque *N. gaditanus* est caractérisé, par rapport à *N. juncifolius*, par des feuilles beaucoup plus étroites, des fleurs beaucoup plus petites et en général des dimensions moindres, ce qui pourrait avoir été provoqué par la disparition de certains gènes.

En confrontant les idiogrammes de l'espèce primitive, de *N. juncifolius* et de *N. gaditanus*, il ressort, d'une façon assez nette, qu'ici les espèces plus récentes ont des chromosomes plus courts que les espèces plus anciennes. Ce fait semble s'accorder avec les idées de DELAUNAY (1926) sur le «Phylogenetische Cromosomenverkürzung».

5 — *N. jonquilloides*, comme nous l'avons montré dans

un travail antérieur (FERNANDES 1939), a été produit par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus*.

* * *

En tenant compte des données apportées par la répartition géographique, la morphologie externe et la caryologie, nous croyons pouvoir exposer comme suit l'histoire probable des espèces du groupe Jonquilla du genre *Narcissus* : —

En laissant de côté toutes les espèces qui ont eu une origine hybride et auxquelles aucune station vraiment spontanée n'a été assignée et en considérant la plupart des autres espèces *sensu amplo*, nous pourrons dire que le genre *Narcissus* se compose de 12 espèces (*N. bulbocodium*, *N. pseudonarcissus*, *N. triandrus*, *N. juncifolius*, *N. jonquilla*, *N. rupicola*, *N. serotinus*, *N. elegans*, *N. viridiflorus*, *N. poeticus*, *N. tazetta* et *N. Broussonetii*).

L'étude de la répartition géographique montre que toutes ces espèces, sauf peut-être *N. poeticus*, possèdent des représentants dans les montagnes comprises entre les anciens détroits Bétique et Sud-Rifain. On constate aussi que beaucoup d'espèces se trouvent simultanément de part et d'autre de la Méditerranée (*N. bulbocodium*, *N. rupicola*, *N. serotinus*, *N. elegans*, *N. tazetta* et *N. viridiflorus*). Il est donc probable, d'après ces faits, que le centre d'origine et de dispersion du genre *Narcissus* ait été la région constitué par le Sud de l'Espagne, le Nord du Maroc et la zone intermédiaire qui se trouve à présent effondrée sous les eaux de la Méditerranée.

Dans cette région, peut-être un peu après la formation des chaînes alpines, une espèce primitive du genre est apparue. Cette espèce, croissant dans les fissures des rochers et possédant des feuilles glauques, étalées, une ombelle pluriflore et des fleurs jaunes, petites et non odorifèrantes, ressemblait, peut-être, au *N. scaberulus* actuel. Elle a engendré ensuite, par mutation, le *N. rupicola*, qui présentait, par rapport à l'espèce primitive, des feuilles dressées, une ombelle presque toujours uniflore, une fleur

plus grande et odorifèrante surtout pendant la nuit. Cette espèce, croissant comme l'espèce primitive dans les fissures des rochers, a réussi à s'installer aux altitudes plus élevées où l'espèce primitive ne pouvait pas vivre. De cette façon, *N. rupicola*, mieux adapté que l'espèce primitive, a élargi plus rapidement son aire et au moment de l'effondrement de la région correspondant à la Méditerranée occidentale actuelle, il occupait déjà une aire qui lui a permis de persister dans les montagnes du Sud de l'Espagne et du Nord du Maroc, tandis que l'espèce primitive, détruite en grande partie, ne persistait que dans la région espagnole. L'aire de *N. rupicola* a été ainsi divisée en deux parties par l'ouverture du détroit de Gibraltar et chacune de ces parties va maintenant s'élargir. En Espagne, *N. rupicola* avance surtout vers le Nord-Ouest et ainsi, après avoir occupé le Massif de la Sierra Mágina, il s'installe dans les montagnes de la Nouvelle Castille et de l'Extremadoure et, de là, il continue en gagnant les montagnes du Sud de la Vieille Castille, de Léon et ceux du Nord du Portugal.

Il nous manque certainement des données sur la répartition de cette espèce en Afrique du Nord, puisque la région du Maroc n'a pas encore été suffisament explorée. Il est donc probable que l'on trouvera *N. rupicola* dans le Rif et le Moyen Atlas. S'il en est ainsi, nous pourrons dire qu'en Afrique *N. rupicola* a avancé vers le Sud-Ouest jusqu'à gagner le Grand Atlas. Là, peut-être au bord de son aire de distribution, il a engendré, probablement par mutation, la variété *Marvieri* qui, à son tour, par mutation aussi, a engendré *N. Watieri.*

L'espèce primitive a engendré aussi, au moyen des changements déjà mentionnés, une autre espèce, *N. juncifolius*, qui, étant pourvue d'une ombelle pluriflore, à fleurs très odorifèrantes, a élargi rapidement son aire. En considérant comme exactes les stations de Minorque et du Mont Renoso nous pourrons dire, du fait de que *N. juncifolius* ne se trouve pas en Afrique, qu'il est probable que cette espèce s'est différenciée à l'endroit le plus avancé vers le Nord-Est de l'aire de l'espèce primitive. De cette région, *N. juncifolius* a avancé rapidement vers l'Est, le Nord et le

Nord-Ouest en gagnant la Corse et les montagnes de la région côtière espagnole actuelle, situées probablement au Sud du paralèlle de Valence, régions où il a persisté après les grands effondrements qui ont donné naissance à la Méditerranée occidentale.

Après ces effondrements, *N. juncifolius* gagne d'autres contrées à partir des montagnes côtières espagnoles: 1) de la région Nord de la province de Valence, il avance vers le Nord et le Nord-Ouest occupant la Catalogne, l'Aragon et le Sud de Navarra; ensuite, il traverse les Pyrénées et gagne le Midi de la France en même temps qu'il avance aussi un peu vers le Nord dans ce pays; 2) au Sud, dans la province de Granada, il élargit son aire vers le Nord-Ouest, en gagnant Cardoue, et vers l'Ouest en gagnant la côte atlantique de l'Andalousie, à Puerto Real et Sanlúcar de Barrameda.

Pendant ses migrations, *N. juncifolius* a produit des formes polyploïdes, ce qui est mis en évidence par l'apparition de *N. dubius* qui, comme nous l'avons montré (FERNANDES 1937*a*), a été engendré par l'hybridation d'une forme tétraploïde de *N. juncifolius* avec une forme de *N. tazetta* à $2n = 22$, suivie de duplication chromosomique. Il est probable que les formes tétraploïdes de *N. juncifolius* existent en Catalogne et que *N. dubius* ait été engendré au Sud de cette province espagnole. De cette région, il a avancé, avec *N. juncifolius*, vers le Nord et le Nord-Ouest, a dépassé les Pyrénées et gagné le Midi de la France. Dans un travail antérieur (FERNANDES 1937*a*), nous avons conclu que probablement *N. dubius* a été engendré dans le Sud-Est de la France (peut-être dans le Var ou les Bouches-du-Rhône) et qu'il a, après sa différenciation, avancé vers le Nord et surtout vers l'Ouest, traversant les Pyrénées pour gagner la Catalogne et l'Aragon. Puisque la migration de presque toutes les espèces du genre semble être surtout en direction du Nord et du Nord-Ouest, l'hypothèse que nous venons d'émettre nous semble plus probable, à savoir que *N. dubius* a été engendré au Sud de la province de Catalogne et qu'il a ensuite élargi son aire jusqu'au Midi de la France.

Au bord Sud-Ouest de son aire, dans la province d'Andalousie, *N. juncifolius* a engendré, peut-être par la perte d'un segment chromosomique, *N. gaditanus* qui, après sa différenciation, a avancé vers l'Ouest à travers la région côtière de l'Atlantique en gagnant presque l'extrémité Sud-Ouest de la Péninsule Ibérique. Pendant sa migration, *N. gaditanus* a engendré la variété *minutiflorus* qui croît mélangée avec le type.

Sur le bord Nord de son aire, l'espèce primitive a engendré *N. jonquilla* qui au moment des effondrements de la Méditerranée occidentale croissait déjà dans les montagnes de la côte de l'Espagne actuelle. Alors commencent ses migrations: 1) vers le Nord et le Nord-Ouest pour gagner les Monts des environs de Toledo, la Sierra de Guadalupe et le Portugal, à Castelo de Vide et Torrão; 2) vers le Sud-Ouest, en descendant les versants des montagnes de la province de Granada pour gagner une partie de la province d'Andalousie et la zone côtière de cette même province, comprise entre Gibraltar et Sanlúcar de Barrameda.

En descendant les versants occidentaux des montagnes de la province de Granada vers le littoral atlantique, *N. jonquilla* a probablement engendré des formes tétraploïdes grâce auxquelles il a réussi à croître dans la région côtière. Ces formes tétraploïdes ont alors trouvé sur leur route, dans la région délimitée par une ligne reliant Cádiz, Sevilla, Grazalema, Medina-Sidónia, Chiclana, Cádiz, *N. gaditanus*, avec lequel elles se sont croisées. De ce croisement une nouvelle espèce, *N. jonquilloides*, est née qui, accompagnée de *N. gaditanus*, avance par la région littorale du Sud de l'Andalousie et du Portugal presque jusqu'à gagner le Cap St Vincent (voir FERNANDES 1939).

Avec l'effondrement de la région la plus occidentale de la Méditerranée actuelle, l'espèce primitive a vu son aire réduite peut-être aux montagnes du Sud de l'Espagne. Après ce phénomène elle avance vers le Nord-Ouest, mais, en même temps qu'elle avance, elle disparaît dans la zone traversée. Cependant, son aire s'élargit toujours et elle gagne, déjà très spécialisée, le Portugal. Ici, elle engendre, par mutation, *N. calcicola* et persiste, un peu plus au

Nord, à Oliveira do Conde, sous la forme spécialisée du *N. scaberulus* actuel.

Après cet exposé, nous croyons pouvoir exprimer les relations entre les espèces du groupe Jonquilla par le diagramme de la figure 28.

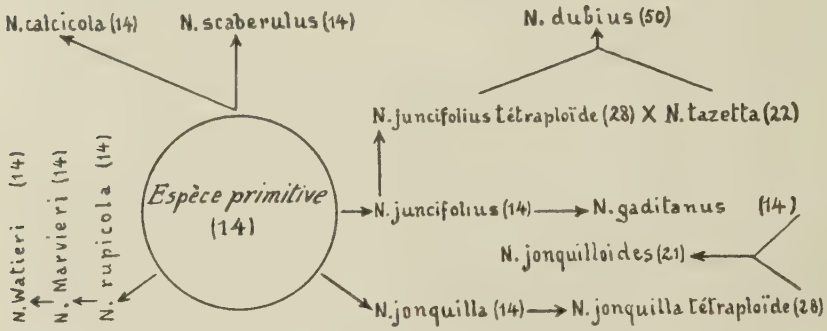


Fig. 28. — Diagramme montrant les relations phylogénétiques et l'évolution des espèces du groupe Jonquilla du genre *Narcissus*. Les nombres entre parenthèses indiquent le nombre des chromosomes somatiques.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

Dans le but d'élucider les relations entre les espèces, d'éclaircir certains points douteux de la systématique et de mettre en évidence les processus évolutifs, nous avons fait l'étude de la morphologie externe, de la répartition géographique et de la caryologie (nombre et morphologie des chromosomes somatiques) des espèces du groupe Jonquilla (au sens de BOWLES) du genre *Narcissus*. Ces études nous ont conduit aux résultats suivants:

1. On devra considérer comme des espèces distinctes du groupe Jonquilla les formes suivantes: *N. scaberulus* Henr., *N. calcicola* Mend., *N. rupicola* Duf., *N. Watieri* Maire, *N. juncifolius* Lag., *N. gaditanus* Boiss. et Reut., *N. jonquilla* L. et *N. jonquilloides* Willk. Il reste, pour l'avenir, à établir si d'autres espèces devront encore être incluses dans ce groupe.

2. *N. Marvieri* et *N. minutiflorus* devront être considérés comme des variétés de *N. rupicola* et *N. gaditanus* respectivement.

3. Les données caryologiques pourront souvent contribuer à la solution du problème de la délimitation des espèces. Ainsi, dans le cas présent, elles ont montré, en toute évidence, que *N. rupicola* et *N. gaditanus* sont distincts de *N. juncifolius* et que *N. jonquilloides* diffère de *N. jonquilla.* Dans d'autres cas, le nombre et la morphologie des chromosomes somatiques ne sont pas suffisants pour résoudre ces problèmes (cas de *N. calcicola, N. scaberulus, N. rupicola* et *N. Watieri).*

4. L'étude des caractères de la morphologie externe montre que les espèces du groupe Jonquilla peuvent être partagées en trois sous-groupes:

A : *N. scaberulus, N. calcicola, N. rupicola, N. Watieri*

B : *N. juncifolius, N. gaditanus*

C : *N. jonquilla,* N. *jonquilloides.*

Les trois mêmes sous-groupes peuvent être établis en nous basant sur les caractères du nombre et de la morphologie des chromosomes somatiques, puisque chacun de ces sous-groupes correspond à un caryotype différent. Il y a donc ici un parallélisme assez étroit entre les caractères de la morphologie externe et les caractères caryologiques, ce qui montre que ceux-ci devront être aussi employés dans les études de systématique.

5. Il semble, d'après les données de la morphologie externe et de la répartition géographique, que le sous-groupe A devra être considéré comme étant le plus primitif. La même conclusion se dégage de l'étude caryologique, puisque le caryotype de ce sous-groupe possède, dans sa constitution, deux chromosomes isobrachiaux, tandis que les caryotypes des deux autres sous-groupes se composent seulement de chromosomes hétérobrachiaux. Il est donc très probable que le caryotype du sous-groupe A représentera le caryotype primitif du groupe, à partir duquel les autres ont été engendrés.

6. La comparaison de l'idiogramme primitif avec ceux de *N. juncifolius* et de *N. gaditanus* suggère que dans l'évolution du sous-groupe B a eu lieu une diminution graduelle de la longueur des chromosomes, en accord avec l'idée de DELAUNAY du «Phylogenetische Chromosomenverkürzung».

7. Les données caryologiques, de la morphologie externe et de la répartition géographique semblent indiquer que *N. scaberulus, N. calcicola, N. rupicola, N. jonquilla* et *N. juncifolius* sont dérivés d'une espèce primitive ressemblant peut-être au *N. scaberulus* actuel et ayant un idiogramme semblable. La comparaison de cet idiogramme primitif avec celui des autres espèces ci-dessus mentionnées nous a montré que les processus évolutifs qui ont agit dans la différenciation de ces espèces ont été probablement les suivants:

a) *N. scaberulus, N. calcicola* et *N. rupicola* ont été différenciés au moyen de mutations de gènes seules, ou au moyen de ces mutations accompagnées d'altérations chromosomiques qui ne se peuvent pas mettre en évidence par la simple comparaison des idiogrammes;

b) Des translocations ont eu lieu pendant la différenciation de l'idiogramme de *N. jonquilla*. Les conséquences génétiques provenant de ces translocations; celles provenant d'autres altérations qui ne pourront pas être mises en évidence par la comparaison des idiogrammes; et celles provenant des mutations factorielles seront sans doute responsables de l'apparition de cette espèce;

c) La différenciation de l'idiogramme de *N. juncifolius* a été peut-être produite: 1) par le raccourcissement des chromosomes provoqué par la mutation d'un gène contrôlant le degré de contraction des chromosomes à la métaphase; 2) par l'élimination de segments chromosomiques; 3) par translocations. Les conséquences génétiques de ces altérations séraient les responsables de l'apparition de cette espèce.

8. *N. Watieri, N. gaditanus* et *N. jonquilloides* ne sont pas probablement dérivés de l'espèce primitive, mais

d'autres espèces qui ont été engendrées à partir de celle-ci. Ainsi: 1) *N. Watieri* doive avoir été engendré, probablement par l'action de mutations factorielles, à partir de *N. rupicola;* 2) *N. gaditanus* a été produit, peut-être au moyen de l'élimination d'un segment chromosomique, à partir de *N. juncifolius;* 3) *N. jonquilloides,* finalement, a pris naissance par le croisement d'une forme tétraploïde de *N. jonquilla* avec une forme diploïde de *N. gaditanus.*

9. En tenant compte des données de la morphologie externe, des données caryologiques et de la répartition géographique, nous avons raconté l'histoire probable des espèces du groupe depuis son apparition jusqu'à présent.

10. *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* a montré une méiose régulière se traduisant par la formation d'un pourcentage assez élevé de grains de pollen parfaits (86 %).

Chez la forme horticole diploïde *Jonquille simple odorante,* nous avons constaté que la méiose en 1934 a eu lieu régulièrement, tandis que en 1937 le même matériel a présenté beaucoup d'irrégularités: 1) manque d'accouplement des chromosomes (nous avons trouvé, à la métaphase I, toutes les conformations depuis 14 I jusqu'à 7 II) et les phénomènes qu'y en peuvent résulter; 2) apparition de ponts anaphasiques; 3) formation de noyaux de restitution. Ces irrégularités ont été attribuées à l'action des conditions du milieu auxquelles les plantes ont été soumises pendant l'année 1937.

BIBLIOGRAPHIE

ASCHERSON, P. und GRAEBNER, P., 1905-1907.—*Sinopsis der mitteleuropäischen Flora,* **3,** Leipzig.

AVDULOW, N. P., 1933. —On the additional chromosomes in Maize. *Bull. Appl. Bot.,* 101-130.

BABCOCK, E. B., STEBBINS, G. L. and JENKINS, J. A., 1937. — Chromosomes and phylogeny in some genera of the *Crepidinae. Cytologia,* Fujii Jubilaei Volumen, 188-210.

BAKER, J. G., 1888. — *Handbook of the Amaryllideae.* London.

BEADLE, G. W., 1930.—Genetical and cytological studies of mendelianas ynapsis in *Zea Mays. Cornell Univ. Exp. Sta.* (Ithaca), *Mem.* **129.**

—— 1933.—Further studies of asynaptic Maize. *Cytologia,* **4,** 269-287.

BELLING, J., 1925. — The origin of chromosomal mutations in *Uvularia*. *J. Genetics*, **15**, 245-266.

BERGNER, A. D., CARTLEDGE, J. L. and BLAKESLEE, A. F., 1934. — Chromosome behaviour due to a gene which prevents metaphase pairing in *Datura*. *Cytologia*, **6**, 19-37.

BLAS LÁZARO É IBIZA, 1906. — *Compendio de la Flora española*, 2.ª edición.

BORGENSTAM, E., 1922. — Zur Zytologie der Gattung *Syringa* nebst Erörterungen über den Einfluss äusserer Faktoren auf die Kernteilungsvorgänge. *Ark. f. Bot.*, **17**.

BOWLES, E. A., 1934. — *A Handbook of* Narcissus. Martin Hopkinson Ltd. London.

CAMARA, A. S. 1935. — Efeitos das temperaturas elevadas sôbre os cromosomas meióticos do *Aloe arborescens* L. *Revista Agronómica*, **23**, 280-318.

1936. — Elementos para o estudo da indução de poliplóides no trigo. *Anais do Instituto Superior de Agronomia*, **7**, 214-233.

CHANDLER, C., PORTERFIELD, W. M. and STOUT, A. B., 1937. — Microsporogenesis in diploid and triploid types of *Lilium tigrinum* with special references to abortions. *Cytologia*, Fujii Jubilaei Volumen, 756-784.

COLMEIRO, M., 1889. — *Enumeración y revisión de las plantas de la Península Hispano-Lusitana é islas Baleares*, **5**, Madrid.

COUTINHO, A. X. P., 1913. — *A Flora de Portugal*. Lisboa.

DARLINGTON, C. D., 1937. — *Recent advances in cytology*, 2nd ed.. J. and A. Churchill Ltd., London.

DELAUNAY, L., 1926. — Phylogenetische Chromosomenverkürzung. *Zeits. Zellforsch. u. mikr. Anat.*, **4**, 338-364.

FERNANDES, A., 1931. — Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Brot.*, **7**, (II série), 3-110.

—— 1933*a*. — L'hétéroploïdie chez *Narcissus bulbocodium* L. *C. R. Ass. Anatomistes*, Vingt-huitième Réunion (Lisbonne, 1933).

—— 1933*b*. — Novos estudos cariológicos no género *Narcissus* L. *Rev. Fac. Ciências Univ. Coimbra*, **3**, 53.

—— 1934. — Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, **9**, (II série), 3-195.

—— 1935. — Les satellites chez les Narcisses. I. Les satellites des métaphases somatiques. *Bol. Soc. Brot.*, **11**, (II série), 249- 277.

—— 1937*a*. — Sur l'origine du *Narcissus dubius* Gouan. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, (II série), 93-118.

—— 1937*b*. — Les satellites chez les Narcisses III. — La nature du filament. *Bol. Soc. Brot.*, **12**, (II série), 139-158.

—— 1939. — Sur l'origine du *Narcissus jonquilloides* Willk. *Scientia Genetica*, **1**, 16-61.

GRAELLS, M. P., 1859. — *Ramilletes de plantas españolas*. Madrid.

HASELWARTER, A., 1937. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis V. *Zeit. f. Bot.*, **31**, 273-328.

HEILBORN, O., 1930. — Temperatur und Chromosomenkonjugation. *Sv. Bot. Tidskr.*, **24**, 12-25.

HENRIQUES, J. A., 1887. — Amaryllídeas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.*, **5**, 159-174.

—— 1888. — Additamento ao catálogo das Amaryllídeas de Portugal. *Bol. Soc. Brot.*, **6**, 45-47.

JAHANDIEZ, E. et MAIRE, R., 1925. — Plantae maroccanae novae (fascicule 2). *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, **16**, 67-80.

—— 1931. — *Catalogue des plantes du Maroc.* Tome I. Alger.

KNOCHE, H., 1921. — *Etude phytogéographique sur les îles Baléares.*

LA COUR, L., 1931. — Improvements in every day technique in plant cytology. *J. Roy. Micr. Soc.*, **51**, 119-126.

—— 1937. — Improvements in plant cytological technique. *Bot. Rev.*, **3**, 241-258.

LEVAN, A., 1935. — Cytological studies in *Allium* VI. The chromosome morphology of some diploid species of *Allium*. *Hereditas*, **20**, 298-330.

LEWITSKY, G. A., 1931. — The karyotype in systematics. *Bull. Appl. Bot. Pl. Breed.*, **27**, 220-240.

MAIRE, R., 1938. — Contribution à l'étude de la flore de l'Afrique du Nord. Fascicule 26. *Bull. Soc. Hist. Nat. Afrique Nord*, **29**, 403-458.

MENDONÇA, F. A., 1929-1930. — Uma nova espécie do género *Narcissus*. *Bol. Soc. Brot.*, **6**, (II série), 318-319.

MEURMAN, O., 1929. — Association and types of chomosomes in *Aucuba japonica*. *Hereditas*, **12**, 179-209.

MICHAELIS, P., 1926. — Über den Einfluss der Kälte auf die Reduktionsteilung von *Epilobium*. *Planta*, **1**.

—— 1928. — Über die experimentelle Erzeugung heteroploider Pflanzen bei *Epilobium* und *Oenothera*. *Biol. Zentralbl.*, **48**, 370-374.

MOL, W. E. DE, 1921. — On the influence of circunstances of culture on the habitus and partial sterility of the pollen grains of *Hyacinthus orientalis*. *Kon. Ak. van Wetensch., Proc.*, **23**.

—— 1933. — Die Entstehunsweise anormaler Pollenkörner bei Hyazinthen, Tulpen und Narzissen. *Cytologia*, **5**, 31-65.

—— 1934*a*. — Näheres über das Vorfinden nebst dem experimentellen Hervorrufen mehr chromosomiger und embryosackartiger Pollenkörner bei diploïden und heteroploïden holländischen Hyazinthen varietäten. *Cytologia*, **5**, 204-229.

1934*b*. — Drei aufeinanderfolgende Jhare der Mutation und Modifikation bei Hyazinthen, nach Kalten Aufbewahren während des Zellteilungsprozesses zur Blütenbildung. *La Cellule*. **43**, 131-146.

—— 1936. — Untersuchungen über den Einfluss der Temperatur auf das Entstehen von Modifikationen und Mutationen bei niederländischen Hyazinthen varietäten. *Die Gartenbauwissenschaft*, **10**, 184-214.

NAWASCHINE (NAWASCHIN) M. und GERASSIMOWA, H., 1936*a*. — Natur und Ursachen der Mutationen. I. Das Verhalten und die Zytologie der Pflanzen die aus infolge Alterns mutierten Keimen stammen. *Cytologia*, **7**,324-362.

—— 1936*b*. — Natur und Ursachen der Mutationen. III. Über die Chromosomen-mutationen, die in den Zellen von ruhenden Pflanzenkeimen bei deren Altern auftreten. *Cytologia*, **7**, 437-465.

OEHLKERS, F., 1935. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis I. *Zeit. f. Bot.*, **29**, 1-53.

—— 1936. —Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis III. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 253-276.

RAMAER, H., 1935. — Cytology of *Hevea*, Thesis, Martinus Nijhoff, 193-236.

RICHARDSON, M. M., 1936.— Structural hybridity in *Lilium Martagon album* × × *L. Hansonii*. *J. Genetics*, **32**, 411-450.

ROUY, G. 1912. — *Flore de France*, **13**.

SAKAMURA, T. und STOW, I., 1926. — Über die experimentell veranlasste Entstehung von keimfähigen Pollenkörner mit abweichenden Chromosomenzahlen. *Jap. J. Bot.*, **3**, 111-137.

SAMPAIO, G., 1909-1914. — *Manual da flora portuguesa*. Pôrto.

—— 1931. — Adições e correcções à flora portuguesa. *Bol. Soc. Brot.*, **7** (II série), 111-168.

SAX, K., 1936. — The experimental production of polyploidy. *J. Arnold Arboretum*, **17**, 153-159.

SIMONET, M., 1932. — Recherches cytologiques et génétiques chez les *Iris*. Thèses présentées à la Faculté des Sciences de Paris.

STOW, I., 1927. — A cytological study on pollen sterility in *Solanum tuberosum*. *Jap. J. Bot.*, **3**, 217-238.

STRAUB, J., 1936. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis II. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 1-57.

—— 1937*a*. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis VII. Die Abhängigkeit der chiasmabildung bei *Vicia Faba* und *Campanula persicifolia* von äusseren Bedingungen. *Zeit. f. Bot.*, **32**, 225-268.

—— 1937*b*. Die Wirkung von Temperaturstössen auf die Reduktionsteilung. Entwicklungsphysiologische Untersuchungen über die Meiosis von *Gasteria trigona*. *Ber. d. Deut. Bot. Gesel.*, **55**, 160-166.

TAYLOR, W. R., 1926. — Chromosome morphology in *Fritillaria*, *Alstroemeria*, *Silphium* and other genera. *Amer. J. Bot.*, **13**, 179-193.

WILLKOMM, M., 1881-1885. — *Illustrationes Florae Hispanicae insularumque Balearium*, **1**. Stuttgart.

WILLKOMM, M. et LANGE, J., 1861. — *Prodromus Florae Hispanicae*, **1**. Stuttgart.

ZÜRN, K., 1937. — Untersuchungen zur Physiologie der Meiosis IV. *Zeit. f. Bot.*, **30**, 577-603.

EXPLICATION DE LA PLANCHE

PLANCHE I

Photo 1. — *N. jonquilla* L. var. *Henriquesi* Samp. Plaque équatoriale dans un grain de pollen.

Photo 2. — *Jonquille simple odorante.* Idem.

Photo 3. — *N. calcicola* Mend. Idem.

Photo 4. — *N. rupicola* Duf. Idem.

Photo 5. — *Jonquille simple odorante.* Métaphase de la division hétérotypique dans le matériel de 1934 montrant 7 bivalents.

Photo 6. — *N. juncifolius* Lag. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire.

1
2
3
4
5
6

CONTRIBUTION À L'ÉTUDE CARYOLOGIQUE DU GENRE *LEUCOJUM* L.

par

J. BARROS NEVES

(INSTITUT BOTANIQUE DE L'UNIVERSITÉ DE COIMBRA)

INTRODUCTION

CE fut OVERTON qui, le premier, en 1893, se livra à l'étude caryologique du genre *Leucojum* L. Depuis lors, d'autres auteurs ont poursuivi cet étude et les nombres chromosomiques connus aujourd'hui sont les suivants (1):

L. vernum	12	OVERTON	1893
—	*10	HEITZ	1926
—	11	SATÔ	1937
L. autumnale	*7	HEITZ	1926
L. aestivum	11	LA COUR	1931
—	*10 — 12	HEITZ	1926
—	11	NAGAO et TAKUSAGAWA	1932
—	*11	INARIYAMA	1937
L. pulchellum	*10 — 12	HEITZ	1926

Certains des résultats obtenus n'étant pas concordants, ainsi qu'il ressort du tableau ci-dessus, et quelques-uns de ces nombres ne paraissant pas exacts, nous avons entrepris l'étude caryologique du genre dans le but de vérifier les nombres déjà établis et d'examiner les espèces qui n'avaient encore fait l'objet d'aucune étude.

Dans la présente contribution, nous nous occuperons seulement du nombre et de la morphologie des chromosomes somatiques de sept espèces, puisque, malheureusement, nous n'avons pu nous procurer du materiel de *L. tin-*

(1) Le signe * indique que le nombre haploïde a été calculé à partir du diploïde.

gitanum Baker et de *L. longifolium* J. Gay, les seules espèces qui nous aient manqué pour que l'étude du genre fût complète.

Bien que nous ayons déjà fait certaines observations sur le comportement des chromosomes de *L. aestivum* pendant la division réductrice, nous les réservons pour la deuxième partie de ce travail, où nous nous proposons de réunir toutes les données obtenues par l'étude de la méiose chez les espèces que nous possédons.

* * *

C'est avec une profonde émotion que nous avons rédigé ce travail, destiné au numéro du «Boletim da Sociedade Broteriana» consacré à la mémoire de notre regretté Maitre, le Prof. Dr. L. W. CARRISSO. Que ce travail soit donc l'expression de notre profonde gratitude pour tout ce que nous lui devons.

MATÉRIEL ET TECHNIQUE

Pour ce travail, nous avons utilisé des plantes cultivées en pots, qui font partie de la collection de plantes bulbeuses de notre Jardin. Quelques-unes ont été récoltées au cours d'une excursion aux environs d'Agueda *(L. autumnale* L.). D'autres nous ont été fournies par plusieurs Jardins Botaniques étrangers (1). Des 9 espèces de *Leucojum* mentionnées par BAKER (1888), nous ne nous occuperons ici que de 7 d'entre elles:

n.° 54 *L. autumnale* L.; Pinhal de Marrocos, Coimbra.
n.° 55 *L. autumnale* L.; Lomba da Arregaça, Coimbra.
n.° 57 *L. autumnale* L.; environs de Agueda.

Nous remercions MM. les Directeurs des Jardins Botaniques qui nous ont très aimablement envoyé des bulbes de *Leucojum* et nous remercions par avance tous ceux qui auraient la gentillesse de bien vouloir nous faire parvenir des bulbes des espèces qui ne sont pas citées dans notre contribution.

n.° 58 *L. autumnale* L.; S. Frutuoso, Coimbra.
n.° 66 *L. aestivum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Genève.
n.° 70 *L. aestivum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Cambridge.
n.° 73 *L. aestivum* L.; provenance inconnue.
n.° 74 *L. pulchellum* Salisb.; Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
n.° 116 *L. vernum* L.; Jardin Botanique de l'Université de Caen.
n.° 131 *L. roseum* Martin; Royal Horticultural Society, Wisley- Ripley-Surrey.
n.° 135 *L. hyemale* DC; Royal Horticultural Society, Wisley-Ripley-Surrey.
n.° 145 *L. hyemale* DC.; Museum National d'Histoire Naturelle, Paris.
n.^{os} 1, 3, 5, 8-15, 23 *L. trichophyllum* Brot.; Figueira da Foz.
n.° 2 *L. trichophyllum* L.; Figueira da Foz.

Tout ce matériel a été soigneusement vérifie: pour faire les identifications, nous nous sommes servis de la «Flora de Portugal» de PEREIRA COUTINHO, de «La Flore de France» de COSTE et du «Handbook of the Amaryllideae» de BAKER.

Nos observations ont porté principalement sur les cellules du méristème radiculaire. Chez *L. aestivum*, *L. pulchellum* et *L. autumnale*, nous avons étudié, outre les méristèmes radiculaires, les plaques de la première division des noyaux de grains de pollen. Bien que nous ayons eu l'intention de nous livrer à ce même examen chez les quatre autres espèces, nous en avons été empêché du fait que nous n'avons pu obtenir d'anthères à l'état désirable.

Parmi les fixateurs essayés, les trois suivants ont été utilisés avec succès:

Navachine (modification de Bruun)
La Cour 2BE
Flemming-Benda

La fixation des pointes végétatives, dans les liquides mentionnés, dura vingt-quatre heures; après fixation, elles ont été lavées à l'eau courante pendant douze heures.

Pour l'imprégnation à la paraffine, nous avons utilisé de préférence le chloroforme qui nous a donné de meilleurs résultats que le xylol.

L'épaisseur des coupes fut de 15-20 μ environ. Malgré le nombre et la longueur des chromosomes de certaines espèces, cette épaisseur s'est montré suffisante pour obtenir des plaques complètes.

Les colorants choisis furent: soit l'hématoxyline ferrique, soit le violet de gentiane. Les résultats les plus satisfaisants sont dûs à ce dernier, car il donne aux chomosomes une transparence remarquable qui nous permet de les suivre sur toute leur longueur.

Nous avons aussi appliqué aux méristèmes radiculaires la réaction nucléale de Feulgen-Rossenbeck, afin d'étudier certains détails que les autres techniques n'ont pas mis en évidence. Nous avons, dans ce cas, employé les fixateurs:

Navachine (Bruun)	avec	fixation	pendant	25 min.
Flemming-Benda	»	»	»	20 min.
Craf	»	»	»	20 min.

Dans certains cas, pour rendre les nucléoles plus nets, nous avons soumis les pointes végétatives à une fixation plus prolongée.

Nous avons également utilisé, pour l'étude des nucléoles aux premiers stades de la télophase, la méthode d' Altmann (coloration à la fuchsine acide à 5 % et différenciation dans une solution alcoolique saturée d'acide picrique).

Pour l'étude des mitoses dans les grains de pollen, nous avons eu recours à la méthode du carmin-acétique de Heitz, avec ou sans fixation préalable, qui nous a donné aussi de bons résultats. Quand nous avons procédé à la fixation, nous avons utilisé le liquide de Carnoy (3 parties d'alcool absolu: 1 partie d'acide acétique). Nous avons obtenu une coloration plus intense en chauffant la lame à la lampe, sans laisser le liquide prendre l'ébullition.

Pour désigner les chromosomes, nous avons utilisé la nomenclature de HEITZ (1926) modifiée par FERNANDES (1931, 1934).

OBSERVATIONS

L. aestivum L.

Nous avons étudié les mitoses des cellules des racines et des grains de pollen.

La figure 1 montre que les chromosomes, au nombre de 22, offrent les types suivants:

1)	Une paire de chromosomes isobrachiaux	LL
2)	Deux paires de chromosomes hétérobrachiaux	Lp
3)	» » » » céphalobrachiaux	L.
4)	» » » » »	l.
5)	» » » » »	m.
6)	» » » » »	m.'

L'idiogramme de cette espèce pourra donc être traduit par la formule:

$$2n = 2\ LL + 4\ Lp + 4\ L. + 4\ l. + 4\ m. + 4\ m.'$$

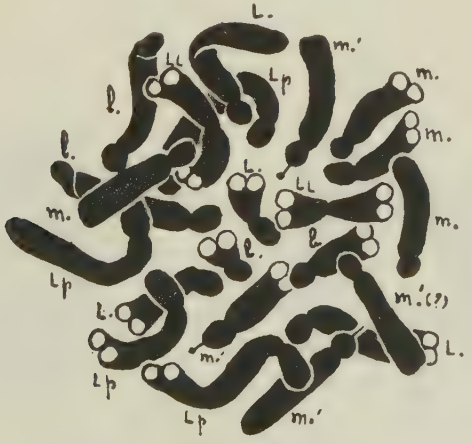


Fig. 1. — *L. aestivum* L. n.° 66. Plaque équatoriale dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine (Bruun); violet de gentiane. × 2500.

Nous n'avons réussi à observer que trois satellites, attachés aux extrémités des branches courtes des chromosomes m.', mais il doit certainement y en avoir quatre, car nous avons remarqué quatre nucléoles proximaux aux télophases précoces (fig. 2).

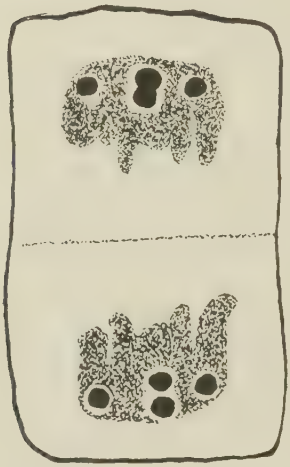


Fig. 2.— *L. aestivum* L. n.° 73. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; fuchsine acide. × 2500.

Nous avons constaté que tous les grains de pollen de cette espèce possédaient 11 chromosomes appartenant aux types ci-dessus mentionnés (fig. 3, *a* et *b*). Cependant, nous n'avons pu distinguer entre les chromosomes L. et Lp, non plus qu' entre les chromosomes m. et m.', certainement à cause du raccourcissement et du gonflement que présentent les chromosomes dans les grains de pollen fixés au liquide de Carnoy.

L. pulchellum Salisb.

L'idiogramme de cette espèce, établi par l'étude des métaphases du méristème radiculaire(fig. 4) et des grains

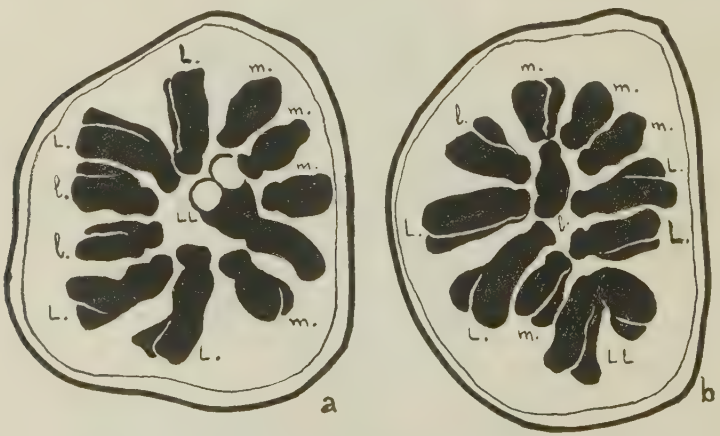


Fig. 3. — *L. aestivum* L. *a*, n.° 66; *b*, n.° 70. Métaphases dans des grains de pollen. Carnoy-carmin-acétique. × 2000.

de pollen, se compose des types chromosomiques suivants:

1)	Une paire de chromosomes isobrachiaux	LL
2)	Deux paires de chromosomes hétérobrachiaux	Lp
3)	» » » » céphalobrachiaux	L.
4)	Une paire » » »	l.
5)	» » » » »	'l.
6)	Trois paires » » »	m.
7)	Une paire » » »	m.'

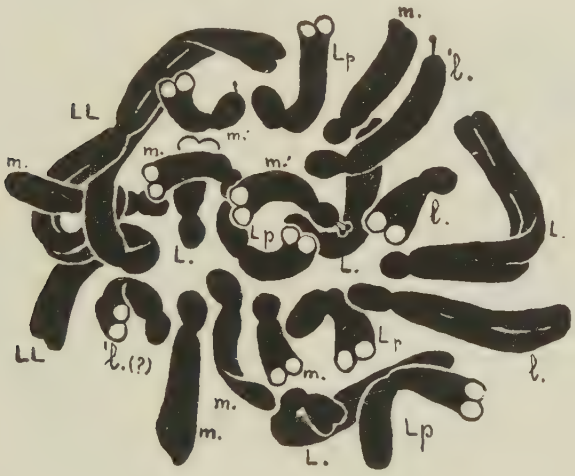


Fig. 4. — L. pulchellum Salisb. n.º 74. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 3550.

Une des paires Lp a les branches courtes plus longues que celles de l'autre paire. La formule chromosomique de cette espèce est donc:

$$2n = 2\ LL + 4\ Lp + 4\ L. + 2\ l. + 2\ 'l. + 6\ m. + 2\ m.'$$

En confrontant l'idiogramme de *L. aestivum* avec celui de *L. pulchellum*, nous constatons que les garnitures de ces deux espèces sont assez semblables. La seule différence que nous ayons remarquée réside dans les chromosomes satellitifères, puisque *L. aestivum* possède 4 satellites pro-

ximaux (4m.') et *L. pulchellum* deux satellites distaux ('l.) et deux proximaux (m.').

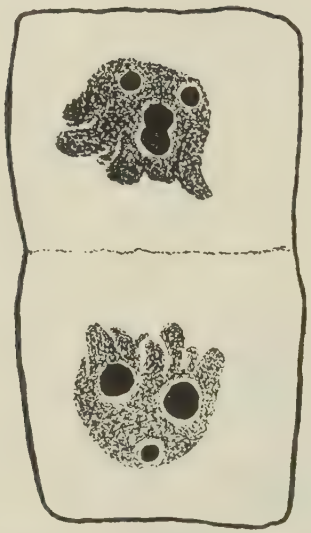


Fig. 5. — *L. pulchellum* Salisb. n.º 74. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; fuchsine-acide. × 2500.

Cette différence a été contrôlée par l'observation des premiers stades de la télophase (HEITZ, 1931): correspondant à la position des satellites à la métaphase, nous avons constaté que *L. aestivum* présentait, à la télophase, quatre nucléoles situés dans la région la plus proche du pôle (fig. 2) et *L. pulchellum* en avait deux dans cette même région et deux autres dans la région distale (fig. 5).

L'étude des grains de pollen nous a montré l'existence de nombres chromosomiques variables. Nous avons réussi à observer les suivants:

9 chromosomes (fig. 6*a*): 1 LL+1 Lp+1 L.+2 l.+4 m.
11 » (fig. 6*b*): 1 LL+2 Lp+2 L.+2 l.+4 m.
12 » (fig. 6*c*): 1 LL+2 Lp+2 L.+3 l.+4 m.

Nous avons aussi rencontré un grain de pollen à 13 chromosomes, mais nous n'avons pas réussi à identifier les types chromosomiques existants.

Par suite du raccourcissement des chromosomes, nous n'avons pas vu les satellites. C'est porquoi nous ne faisons pas mention, dans les formules ci-dessus, des chromosomes de ce type, qui ont été inclus dans les types l. et m., respectivement.

Les grains de pollen à 11 chromosomes sont très fréquents, tandis que, par contre, ceux qui ont des nombres chromosomiques s'éloignant de 11 sont rares. Parmi les 54 grains que nous avons examinés, nous avons trouvé la

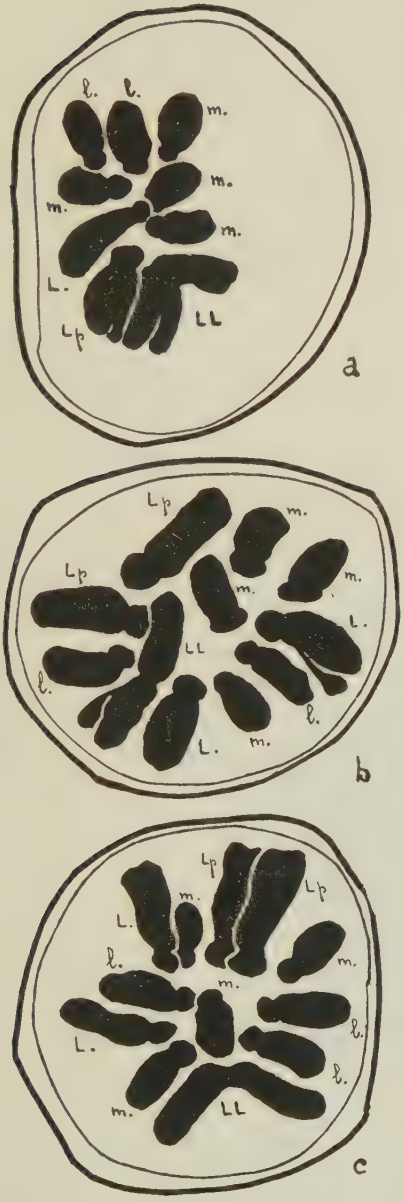


Fig. 6. — *L. pulchellum* Salisb. n.° 74. Plaques dans des grains de pollen. *a*, 9 chr.; *b*, 11 chr.; *c*, 12 chr. Carnoy-carmin--acétique. × 2000.

distribution indiquée dans le Tableau I.

Nous avons en même temps déterminé le pourcentage de pollen anormal et nous avons obtenu le chiffre 44,4 %.

Etant donné que nous avons rencontré des grains de pollen à 9, 11, 12 et 13 chromosomes, il est probable que le nombre chromosomique de ces cellules peut varier de 7 à 14. S'il en est ainsi, ce fait montre que cette espèce, bien qu'étant en apparence diploïde, se comporte comme les formes triploïdes. Il s'agit, peut-être, d'un cas comparable à celui qui a été signalé par FERNANDES (1937) chez *Narcissus tazetta*, où les formes à 22 chromosomes somatiques semblent être des hyper-triploïdes ayant une méiose presque régulière, par suite de réarrangements chromosomiques qui ont abouti à la différenciation presque complète de paires homologues. Toutefois, seule l'étude de la méiose nous permettra de résoudre ce problème, ce que nous nous proposons de réaliser à l'époque de la prochaine floraison.

L. vernum L.

Nous n'avons pu étudier que les méristèmes radiculaires de cette espèce.

TABLEAU I

Nombre de chromosomes	Nombre de grains
9	2
11	35
12	16
13	1

Ayant trouvé 22 chromosomes somatiques, nos observations concordent avec celles de SATÔ (1937) et sont en opposition avec celles d' OVERTON (1893) et de HEITZ (1926), puisque ces derniers auteurs indiquent, respectivement, 12 et 10 comme nombre haploïde de cette espèce.

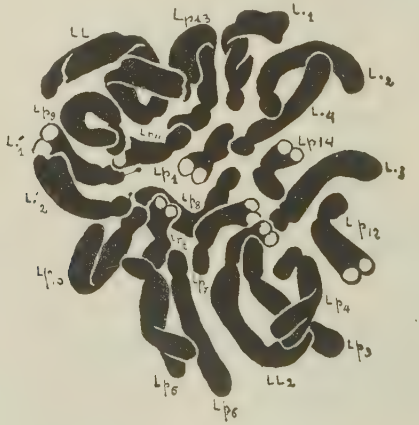


Fig. 7. — *L. vernum* L. n.º 116. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2500.

Les types de chromosomes composant l'idiogramme de cette espèce (fig. 7) sont:

1) Une paire de chromosomes presque isobrachiaux LL (LL_1-LL_2);
2) Sept paires de chromosomes hétérobrachiaux Lp (Lp_1-Lp_{14}) dont les branches longues présentent une certaine variation de longueur, quelques-uns pouvant même être representés par lp (Lp_{11}-Lp_{12});
3) Deux paires de chromosomes céphalobrachiaux L. ($L._1$-$L._4$);
4) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L.' ($L.'_1$-$L.'_2$).

L'idiogramme de cette espèce peut ainsi être exprimé par la formule:

$$2n = 2\ LL + 14\ Lp + 4\ L. + 2\ L.'$$

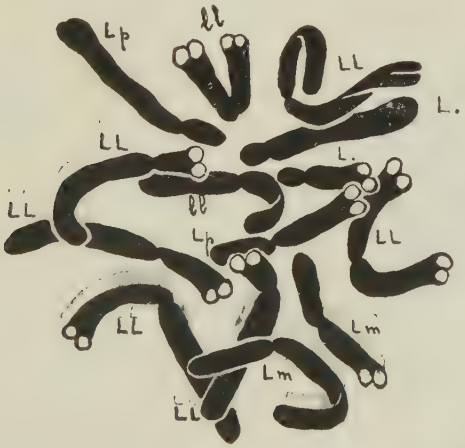


Fig. 8. — *L. autumnale* L. n.° 58. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 2500.

Parmi les chromosomes Lp_1-Lp_{14}, il y a deux paires, Lp_1-Lp_2 et Lp_{13}-L_{14}, dont les branches courtes sont plus longues que chez tous les autres. Malgré cette différence, ils sont représentés par le même symbole.

En confrontant nos résultats avec ceux de HEITZ (1926), nous trouvons les différences suivantes: 1) *L. vernum* pos-

sède 11 chromosomes comme nombre hap'oïde au lieu de 10 (un chromosome du type L. étant passé inaperçu à cet auteur); 2) *L. vernum* ne possède pas de chromosomes du type l1, semblables à celui de ce type représenté par HEITZ; il est probable que ce chromosome, considéré par HEITZ comme étant du type l1 (*l. c.* p. 668), est un chromosome du type L., dont une partie s'est recourbée sur l'autre, lui donnant ainsi l'apparence du type l1.

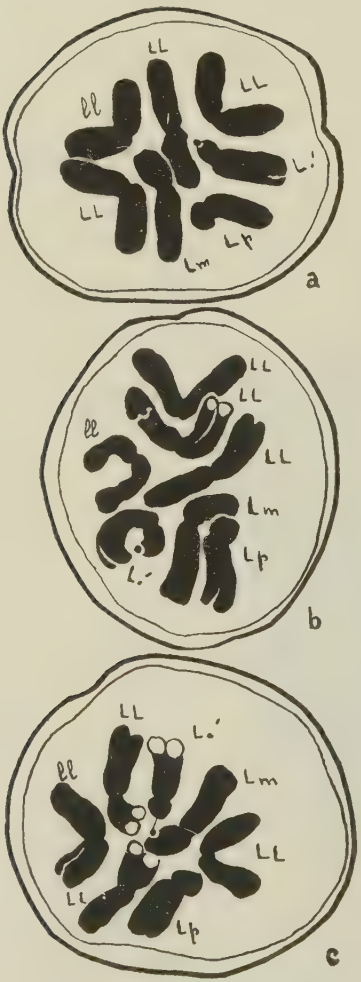


Fig. 9. — *L. autumnale* L. n.º 55. Plaques équatoriales dans des grains de pollen. Carnoy-carmin-acétique. × 2000.

Tandis que nous relevons ces différences entre les résultats de HEITZ et nos observations, celles-ci s'accordent presque parfaitement avec celes de SATÔ (1937), puisque les différences s'expliquent par le fait que les chromosomes des types L. et Lp. sont parfois trés difficiles à distinguer.

L. autumnale L.

En dehors des formes diploïdes, nous avons aussi trouvé, chez cette espèce, des formes triploïdes. En faisant étude caryologique de toutes ces formes, nous avons établi leurs idiogrammes.

La forme diploïde présente 14 chromosomes (fig. 8) qui nous avons classés de la façon suivante:

1) Trois paires de chromosomes isobrachiaux LL;
2) Une paire de chromosomes isobrachiaux l1;

3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm;
4) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp;
5) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L.'.
Ceci donne la formule:

$$2n = 6\ LL + 2\ ll + 2\ Lm + 2\ Lp + 2\ L.'$$

Dans les plaques des grains de pollen nous avons rencontré 7 chromosomes (fig. 9*a*, *b* et *c*).

En étudiant les plaques équatoriales des méristèmes radiculaires et des grains de pollen, nous ne sommes parvenus à observer, respectivement, que deux et un satellite. Comme l'observation des satellites est très difficile, nous avons essayé d'établir leur nombre exact par l'examen du nombre de nucléoles aux premiers stades de la télophase. Pour établir ce nombre, nous avons employé des préparations obtenues avec la réaction nucléale de Feulgen, car cette espèce est pourvue de nombreux chromocentres qui peuvent se confondre avec les nucléoles, si l'on emploie les autres techniques courantes (coloration au violet de gentiane ou à l'hématoxyline ferrique, par exemple). Avec cette méthode, nous avons trouvé des figures montrant deux nucléoles proximaux et un seul distal (fig. 10) et d'autres montrant un nucléole proximal et deux distaux. L'apparition de ces figures prouve donc que le nombre maximum de nucléoles est de quatre, dont deux proximaux et deux distaux.

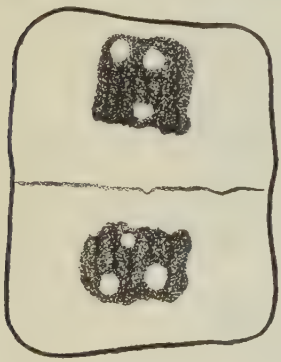


Fig. 10.— L. autumnale L. n.° 55. Télophase précoce dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; méthode de Feulgen. × 2500.

Ces observations nous ont amenés à penser que dans la garniture diploïde, en dehors des deux chromosomes satellitifères que nous avons observés, il devrait en exister deux autres dont les satellites seraient localisés à l'extrémité distale. Comme les anaphases sont plus adéquates à l'observation de satellites situés à l'extremité distale des chromosomes longs, nous avons recouru à ces figures et

nous avons réussi, assez souvent, à voir ces satellites. Malheureusement, il nous a été impossible d'identifier les deux chromosomes qui les portent. Nous pourrons donc dire qu'il y a, chez les formes diploïdes de *L. autumnale*, deux paires de chromosomes satellitifères. Il faut remarquer que SATÔ, peut-être parce qu'il n'a pas contrôlé le nombre de satellites à l'aide du nombre primaire des nucléoles (HEITZ 1931), n'a pas réussi à mettre cette deuxième paire en évidence.

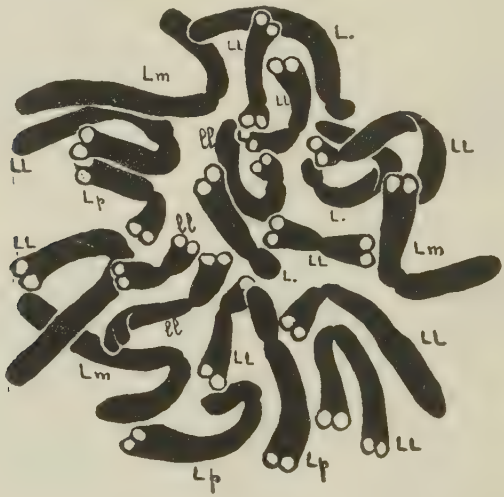


Fig. 11. — *L. autumnale* L. n.° 57. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire de la forme triploïde. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 3500.

La forme trïploide de cette espèce présente 21 chromosomes (fig. 11) dont les types sont les suivants:

1)	Neuf chromosomes	isobrachiaux	LL
2)	Trois »	»	ll
3)	» »	hétérobrachiaux	Lm
4)	» »	»	Lp
5)	» »	céphalobrachiaux	L.'

Ainsi, la formule traduisant l'idiogramme de cette forme sera :

$3n = 9\ LL + 3\ ll + 3\ Lm + 3\ Lp + 3\ L.'$

Comme on le voit, par cette formule, la forme triploïde

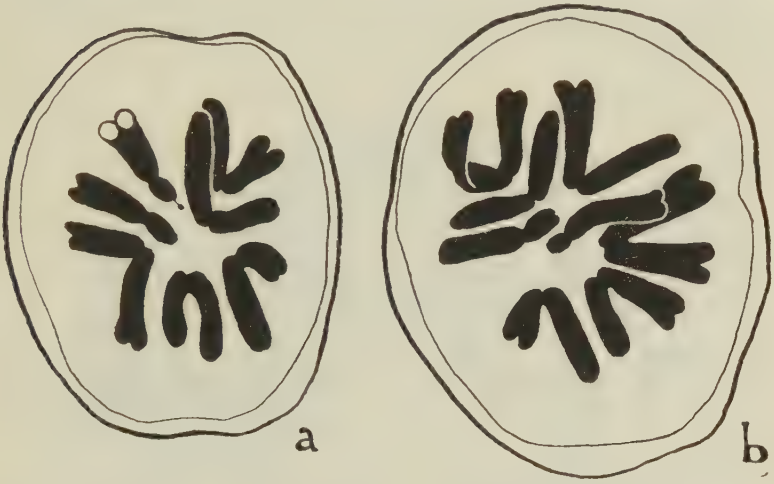


Fig. 12. — *L. autumnale* L. n,° 57. Plaques dans des grains de pollen d'une forme triploïde. *a*, 7 chromosomes; *b*, 8 chromosomes avec répétition de 1 LL. Carnoy-carmin-acétique. × 2200.

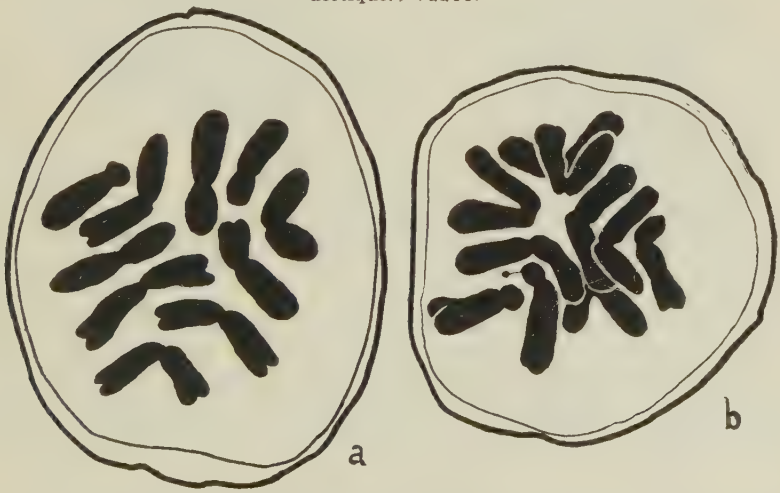


Fig. 13. — *L. autumnale* L. n.° 57. Métaphases dans des grains de pollen d'une forme triploïde. *a*, 10 chromosomes avec répétition de 2 LL + 1 Lm; *b*, 10 chromosomes avec répétition de 1 LL + 1 ll + 1 Lp ou, peut-être, 2 LL + 1 Lp. Carnoy-carmin-acétique. *a*, × 2200; *b*, × 2000.

présente, dans les cellules somatiques, trois garnitures haploïdes.

Dans les grains de pollen, le nombre des chomosomes varie de 7 à 14 (figs. 12*a*, *b* ; 13*a*, *b* ; 14*a*, *b* ; et 15*a*, *b* et *c*) (1).

Fig. 14. — *L. autumnale* L. n.° 57. Plaques équatoriales dans des grains de pollen d'une forme triploïde. *a*, 11 chromosomes avec répétition de 3 LL + 1 Lm ; *b*, 13 chromosomes avec répétition de 4 LL + 1 Lm + 1 Lp. Carnoy-carmin-acétique. × 2000.

La comparaison de ces grains de pollen montre qu'ils ne possédent pas des dimensions uniformes. Il nous a semblé que ces dimensions étaient en rapport avec les nombres chromosomiques dont ils sont pourvus, ce qui a été démontré par la comparaison des volumes que nous avons établis.

Comme les grains de pollen sont à peu prés ellipsoïdes, nous avons calculé leurs volumes en employant la formule

$$V = 4/3\ \pi\ a\ b^2$$

(1) Un seul grain de pollen à 14 chromosomes a été trouvé. Malheureusement, nous n'avons pas pu faire la représentation de la plaque respective. Le même est arrivé en ce qui concerne aux plaques à 9 chromosomes.

où *a* et *b* représentent, respectivement, le plus long et le plus petit axe. Les résultats obtenus sont rassemblés dans le Tableau II.

D'après ce Tableau, on constate aisément que, d'une

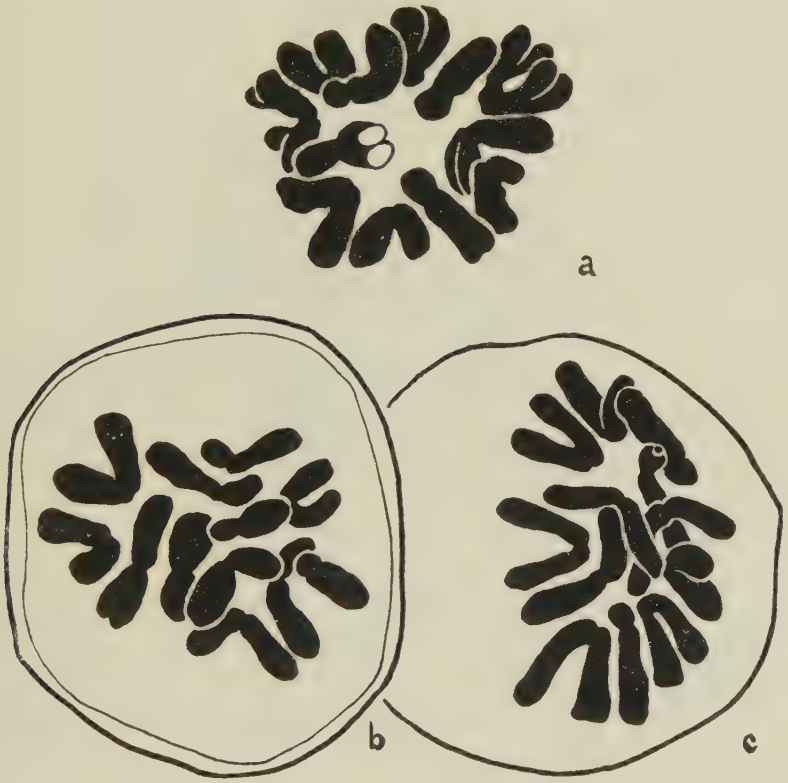


Fig. 15. — *L. autumnale* L. n.° 57. Métaphases dans des grains de pollen d'une forme triploïde. *a*, 12 chromosomes avec répétition de 1 LL + 1 ll + 1 Lm + 1 Lp + 1 L.'; *b*, 12 chromosomes avec répétition de 2 LL + 1 Lm + 1 Lp + 1 L.'; *c*, 12 chromosomes avec répétition de 4 LL + 1 L.'. Carnoy-carmin-acétique. × 2000.

façon générale, le volume des grains devient de plus en plus grand au fur et à mesure que croît le nombre chromosomique.

Le pourcentage de pollen anormal est de 79,3 % pour

la forme triploïde, tandis qu'il est de 16,2 % pour la forme diploïde.

L'étude comparative de la morphologie externe de la forme triploïde et de la forme diploïde nous a montré que

TABLEAU II

Nombre de chromosomes	Volume moyen des grains
8	58309 μ^3
9	69274 »
10	82592 »
11	100773 »
12	104513 »

la forme triploïde est plus robuste, ses fleurs sont plus grandes (11-13 mm.), les tépales sont plus larges et plus obovées, et la macule qu'elles présentent à la base est plus vivement purpurescente.

L. trichophyllum Brot.

Parmi les meilleures figures, nous avons choisi la figure 16 qui nous a permis d'identifier les types chromosomiques suivants:

1) Une paire de chromosomes presque isobrachiaux LL (LL_1 - LL_2);
2) Deux paires de chromosomes isobrachiaux ll (ll_1 - ll_4);
3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm (Lm_1-Lm_2);
4) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp (Lp_1-Lp_2) à branche p plus longue que dans le type suivant;
5) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp' (Lp'_1-Lp'_2);
6) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux L. ($L._1$ - $L._2$).

La formule chromosomique de cette forme diploïde sera donc:

$$2n = 2\,LL + 4\,ll + 2\,Lm + 2\,Lp + 2\,Lp' + 2\,L.$$

Fig. 16. — *L. trichophyllum* Brot. n.° 14. Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 3550.

Parmi les exemplaires diploïdes, nous avons rencontré aussi des plantes triploïdes, ce qui montre que la population sauvage recuillie à Figueira da Foz était un mélange de formes diploïdes et triploïdes.

Bien que le nombre chromosomique soit élevé, la forme triploïde nous a offert des figures assez nettes. Les chromosomes, au nombre de 21 (fig. 17), appartiennent aux types suivants:

1) Trois chromosomes presque isobrachiaux LL
2) Six » » ll
3) Trois » hétérobrachiaux Lm
4) » » » Lp
5) » » » Lp
à branche p plus courte que le type précédent
6) Trois chromosomes céphalobrachiaux L.

Les 3 chromosomes Lp, à branche p plus courte, doivent être les chromosomes satellitifères. Cependant, nous ne sommes pas parvenus à observer ces corpuscules, ce qui n'a rien d'étonnant, vu la difficulté qu'on rencontre, assez souvent, pour mettre ces formations en évidence.

La formule chromosomique de la forme triploïde sera donc:

$$3n = 3\,LL + 6\,ll + 3\,Lm + 3\,Lp + 3\,Lp + 3\,L.$$

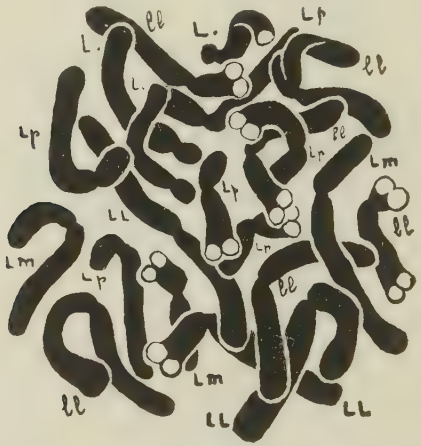


Fig. 17. — *L. trichophyllum* Brot. n.° 2. Métaphase dans une céllule du méristème radiculaire d'une plante triploïde. La Cour 2BE; violet de gentiane. × 3550.

ce qui montre qu'il y a, dans la forme triploïde, trois garnitures haploïdes répétées.

L. roseum Martin.

Nous trouvons ici un nouveau nombre basique, 8, puisque, comme on peut le vérifier dans la figure 18 a, cette espèce présente 16 chromosomes des types suivants:

1)	Une	paire	de	chromosomes	isobrachiaux	LL
2)	»	»	»	»	»	mm
3)	»	»	»	»	hétérobrachiaux	Lm
4)	»	»	»	»	»	lm
5)	»	»	»	»	»	Lp

6) » » » » céphalobrachiaux L.
7) » » » » isobrachiaux pp
8) » » » » céphalobrachiaux p.

Il est possible que les chromosomes Lp ou L. portent de satellites, mais nous ne les avons pas vus.

La formule ch omosomique de cette espèce sera donc:

$$2n = 2\ LL + 2\ mm + 2\ Lm + 2\ lm + 2\ Lp + + 2\ L. + 2\ pp + 2\ p.$$

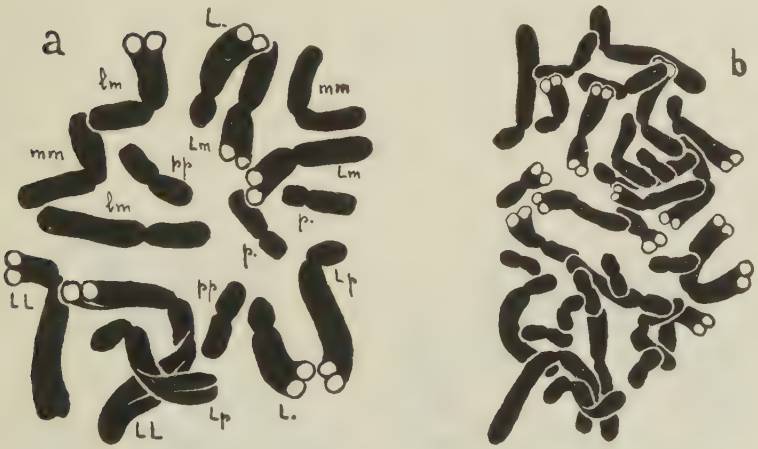


Fig. 18. — *L. roseum* Martin. n.° 113. *a*, Métaphase dans une cellule du méristème radiculaire. Navachine : violet de gentiane. × 3550. *b*, Métaphase dans une cellule tétraploïde du méristème radiculaire. Navachine ; violet de gentiane. × 2500.

Le seul méristème radiculaire étudié s'est révélé mixoploïde, puisque nous avons trouvé, en dehors des plaques normales diploïdes, des plaques tétraploïdes (fig. 18 *b*). La distribution de ces cellules nous a semblé être très irrégulière.

L. hyemale DC.

Ainsi qu'il apparaît dans la figure 19, la garniture chromosomique diploïde de cette espèce se compose de 18 chromosomes des types suivants:

1) Deux paires de chromosomes isobrachiaux LL (LL_1-LL_4);
2) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lm (Lm_1-Lm_2);
3) Une paire de chromosomes hétérobrachiaux Lp (Lp_1-Lp_2);
4) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux L. ($L._1$-$L._2$)
5) Une paire de chromosomes céphalobrachiaux m.' ($m.'_1$-$m.'_2$)
6) Trois paires de chromosomes céphalobrachiaux m. ($m._1$-$m._6$);

La formule chromosomique de cette espèce est:

$$2n = 4\,LL + 2\,Lm + 2\,Lp + 2\,L. + 6\,m. + 2\,m.'$$

Fig. 19. — *L. hyemale* DC. n.° 135. Métaphases dans des cellules du méristème radiculaire. Navachine; violet de gentiane. × 3550

Il ressort de cette description que les chromosomes II manquent à cette espèce, comme cela arrive aussi chez *L. aestivum, L. pulchellum* et *L. vernum*. D'autre part, nous constatons qu'elle possède des chromosomes L., comme *L. aestivum* et *L. pulchellum* et des chromosomes Lm comme *L. autumnale* et *L. trichophyllum*.

DISCUSSION

L'étude caryologique comparative des espèces que nous avons observées met en évidence l'existence de garnitures à 14, 16, 18, 21 et 22 chromosomes somatiques. On trouve donc, chez le genre *Leucojum*, les nombres haploïdes 7, 8, 9 et 11, qui forment une série irrégulière additive où manque le chiffre 10.

La comparaison des idiogrammes des espèces étudiées (voir fig. 20) nous permet de faire les constatations suivantes: 1) Il existe quelques types chromosomiques qui se trouvent chez toutes les espèces (LL, Lp et L.); 2) d'autres types ne se rencontrent que chez une certaine espèce (mm, pp et p.); 3) d'autres, enfin, se trouvent seulement chez quelques-unes d'entre elles (Lm et ll).

Etant donné le nombre et la répartition des types chromosomiens, la même comparaison indique aussi que toutes les espèces sont différentes quant à leurs idiogrammes, bien que ceux de *L. pulchellum* et *L. aestivum* soient assez semblables, puisqu'ils ne diffèrent que par la position des satellites. Cette ressemblance concorde avec les caractères de la morphologie externe, ces deux espèces étant assez voisines.

Etant donné que tous les idiogrammes sont différents, nous pouvons dire, comme FERNANDES pour le genre *Narcissus*, que *Leucojum* «semble être un genre où la différenciation des espèces a été accompagnée de la diversification des garnitures chromosomiques» (FERNANDES 1934,p. 5).

Les taxonomistes groupent les espèces du genre *Leucojum* en 4 sous-genres, comme le montre le Tableau III.

Le premier sous-genre, *Euleucojum*, est très homogène au point de vue caryologique, puisque les deux espèces qui le composent possèdent des garnitures assez semblables, à 22 chromosomes. Ce sous-genre est donc très bien défini par les caractères caryologiques.

Le deuxième, *Erinosma*, est également distinct de tous les autres au point de vue des caractères caryologiques. Le nombre et la morphologie des chromosomes indiquent, cependant, que ce sous-genre est assez voisin du premier,

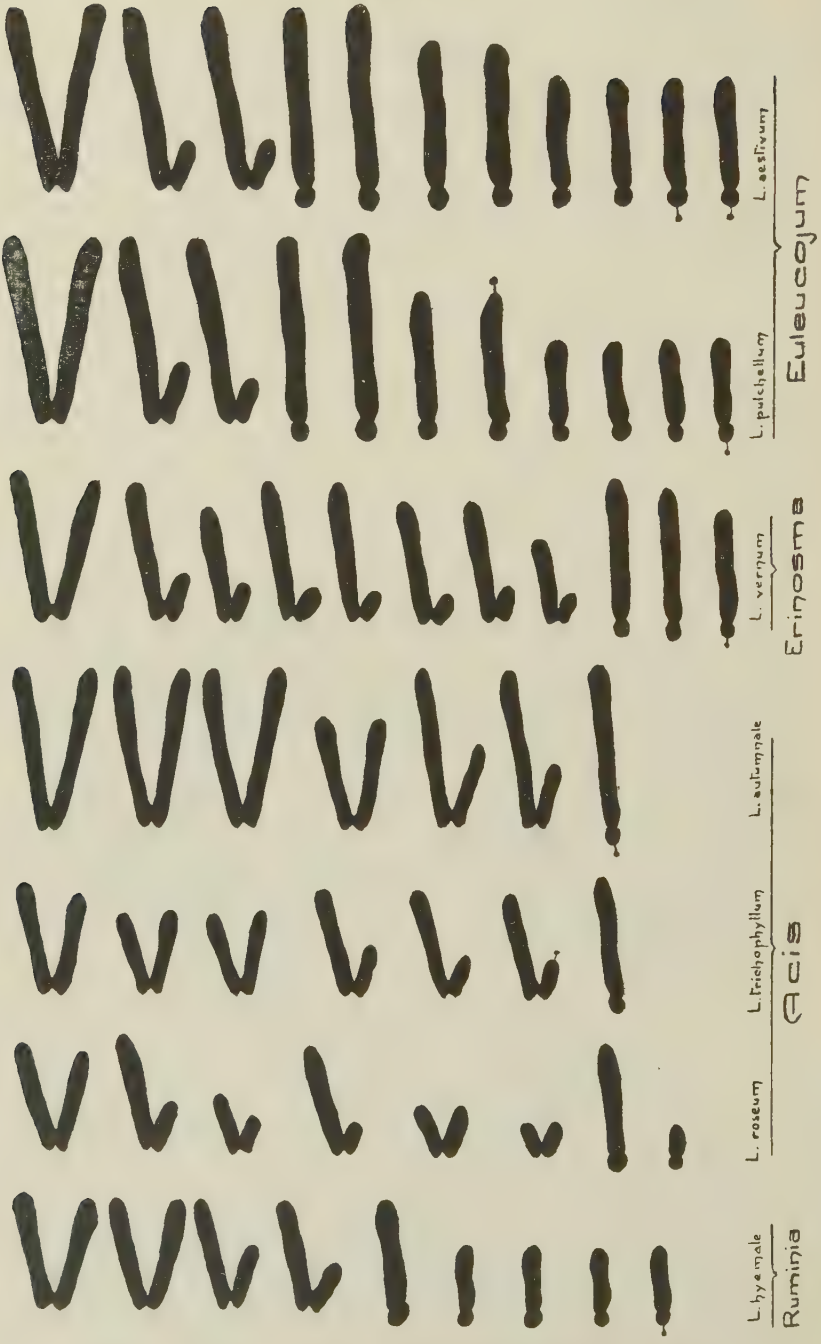


Fig. 20. — Schéma montrant les idiogrammes des espèces étudiées du genre *Leucojum* L.

TABLEAU III

Formule chromosomique	Espèce	Sous-genre
2n = 22 = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 4 l. + 4 m. + 4 m.'	*L. aestivum* L.	EULEUCOJUM
2n = 22 = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 2 l. + 2 'l. + 6 m. + 2 m.'	*L. pulchellum* Salisb.	
2n = 22 = 2 LL + 14 Lp + 4 L. + 2 L.'	*L. vernum* L.	ERINOSMA
2n = 14 = 2 LL + 4 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 Lp' + 2 L.	*L. trichophyllum* Brot.	ACIS
2n = ? = ?	*L. tingitanum* J. Gay	
2n = ? = ?	*L. longifolium* Baker	
2n = 14 = 6 LL + 2 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 L.'	*L. autumnale* L.	
2n = 16 = 2 LL + 2 mm + 2 Lm + 2 lm + 2 Lp + 2 L. + 2 pp + 2 p.	*L. roseum* Mart.	
2n = 18 = 4 LL + 2 Lm + 2 Lp + 2 L. + 6 m. + 2 m.'	*L. hyemale* DC.	RUMINIA

ce qui est en accord avec les caractères de la morphologie externe.

Bien que le troisième sous-genre, *Acis*, ne soit pas encore complètement étudié, nous pouvons déjà dire qu'il est hétérogène au point de vue caryologique, puisqu'il renferme des espèces à 7 et à 8 chromosomes et que la morphologie de ceux-ci varie considérablement. Particulièrement nette est la différence qui apparaît entre la garniture de *L. autumnale* et celle de *L. roseum*, espèces assez voisines au point de vue des caractères de la morphologie externe. Ici donc, pas de parallélisme entre les caractères caryologiques et ceux de la morphologie externe. Pour expliquer ce fait, il faut admettre que, pendant la différenciation des deux espèces, des modifications chromosomiennes considérables se sont produites, mais que ces altérations n'ont pas été accompagnées de modifications géniques sensibles.

La ressemblance existant entre *L. roseum* et *L. autumnale* a conduit quelques taxonomistes (FIORI et PAOLETTI) à considérer la première espèce comme une variété de la seconde. Selon d'autres auteurs (PARLATORE, NYMAN, BAKER) il s'agit d'espèces distinctes. Du fait que ces espèces présentent des différences caryologiques assez considérables (fig. 20), nous croyons plus probable le dernier point de vue.

Le quatrième sous-genre, *Ruminia*, se caractérise, caryologiquement, par son numéro de base 9.

L'existence, chez les espèces du genre, des nombres basiques 7, 8, 9 et 11 soulève le problème du nombre primitif et des processus au moyen desquels les autres nombres se sont engendrés. Chez *L. pulchellum*, espèce à 22 chromosomes, nous avons constaté qu'il y avait production de grains de pollen à nombres chromosomiques variables. Ce fait nous a conduit à penser que le nombre 11, trouvé chez *L. pulchellum*, *L. aestivum* et *L. vernum*, était secondairement dérivé de 7. En confrontant la garniture chromosomique de *L. autumnale* ($2n = 14$) avec celles des formes à $2n = 22$ chromosomes, SATÔ (1937) admet que *L. autumnale* peut être consideré comme ayant été engendré, à partir des formes à 22 chromosomes somatiques, par

fusion ou translocation entre des chromosomes hétérobrachiaux. L'étude de la méiose, que nous avons déjà entreprise, pourra seule contribuer à l'éclaircissement de ce problème.

RÉSUMÉ ET CONCLUSIONS

1.— Le genre *Leucojum* présente des nombres basiques qui forment une série irrégulière additive (7, 8, 9 et 11).

2. — *L. aestivum* possède 22 chromosomes somatiques (2n = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 4 l. + 4 m. + 4 m.').

3. — *L. pulchellum* est pourvu aussi de 22 chromosomes dans les cellules somatiques (2n = 2 LL + 4 Lp + 4 L. + 2 l. + 2 'l. + 6 m. + 2 m.').

4. — *L. vernum* a également 22 chromosomes (2n = = 2 LL + 14 Lp + 4 L. + 2 L.').

5. — *L. autumnale* possède 14 chromosomes (2n = = 6 LL + 2 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 L.'). Nous avons trouvé chez cette espèce des formes autotriploïdes, plus vigoureuses que les diploïdes.

Le pourcentage de pollen imparfait, chez les formes triploïdes, est de 79,3 %, tandis qu'il est de 16,2 % chez les diploïdes.

6. — *L. trichophyllum* possède 14 chromosomes (2n = = 2 LL + 4 ll + 2 Lm + 2 Lp + 2 Lp' + 2 L.). On rencontre aussi chez cette espèce des formes autotriploïdes.

7. — *L. roseum* est pourvu de 16 chromosomes somatiques (2n = 2 LL + 2 mm + 2 Lm + 2 lm + 2 Lp + 2 L. + + 2 pp + 2 p.). La pointe végétative observée nous a présenté, en dehors des plaques diploïdes, des plaques tétraploïdes.

8. — *L. hyemale* présente 18 chromosomes (2n = 4 LL + + 2 Lm + 2 Lp + 2 L. + 6 m. + 2 m.').

9. — En ce qui concerne la systématique du genre, l'étude du nombre des chromosomes et de leur morpholo-

gie nous a montré qu'une relation paraît exister entre les données de la morphologie externe et celles de la caryologie, sauf dans le sous-genre *Acis*, en particulier à cause de *L. roseum*.

* * *

Nous sommes très reconnaissant à M. le Prof. Dr. A. QUINTANILHA, notre Maître de Botanique, des connaissances qu'il nous a permis d'acquérir à ses côtés et de l'enthousiasme avec lequel il nous a dirigé vers le domaine de la recherche scientifique.

Nous remercions vivement M. le Prof. Dr. A. FERNANDES, qui nous a initié aux recherches caryologiques, de sa sollicitude que nous ne pourrons jamais oublier et surtout du courage qu'il nous a toujours inspiré.

BIBLIOGRAPHIE

BAKER, J. G., 1888. — *Handbook of the* Amaryllideae. London.

COSTE, H., 1906. — *Flore descriptive et illustrée de la France.* Paris.

COUTINHO, A. X. P., 1913. — *A Flora de Portugal.* Lisboa.

FERNANDES, A., 1931. — Estudos nos cromosomas das Liliáceas e Amarilidáceas. *Bol. Soc. Brot.*, **7** (II sér.), 3-110.

—— 1934. — Nouvelles études caryologiques sur le genre *Narcissus* L. *Bol. Soc. Brot.*, (II sér.), 3-198.

—— 1937. — Le problème de *Narcissus tazetta* L.. I — Les formes à 22 chromosomes somatiques. *Bol. Soc. Brot.*, **12** (II sér.), 159-219.

FIORI e PAOLETTI, 1896. — Flora Analitica d'Italia. Padue.

HEITZ, E., 1926. — Der Nachweis der Chromosomen. Vergleichende Studien über ihre Zahl, Grösse und Form im Pflanzenreich I. *Zeit. f. Bot.* **18**, 625-681.

—— 1931. — Die Ursache der gesetzmässigen Zahl, Lage, Form und Grösse pflanzlicher Nukleolen. *Planta*, **12**, 775-844.

—— 1936. Die Nukleal-Quetschmethode. *Ber. d. Deuts. Bot. Gesel.*, **53**, 870-878.

INARIYAMA, S., 1937. — Karyotype Studies in *Amaryllidaceae* 1. *Sci. Rep. of the Tokyo Bunrika Daigaku*, Sect. B, N.° 52, **3**, 95-113.

LA COUR, 1931. — Improvements in everyday technique in plant cytology. *Journ. of. Royal Micr. Soc.*, **51**, 119-126.

NAGAO, S. und TAKUSAGAWA, 1932. — Ueber die Chromosomen einiger Amaryllidaceen. *Bot., Mag.*, **46**, N.° 547, 473-478.

NYMAN, C. F., 1878. — Conspectus Florae Europaeae. Örebro Sueciae.

PARLATORE, F., 1858. — Flora Italiana III Firenze.

SATÔ, D., 1937. — Analysis of Karyotypes in *Leucojum. Bot. Mag.*, **51**, 59-63.

ESTUDOS NAS AVEIAS [1]

II

AS AVEIAS PORTUGUESAS DA SECÇÃO *EUAVENA* GRISEB.

por

ARTUR TABORDA DE MORAIS

DECORRIDOS que foram quatro anos após a redacção da primeira parte dêste estudo publicada no volume XI do Boletim da Sociedade Broteriana (1936), e havendo entretanto dilatado largamente a profundidade de análise das formas portuguesas do grupo e abarcado, a mais, em visão de conjunto, as centenas de formas de todo o mundo nele hoje conhecidas e descritas, cumpre-nos, sem dúvida, completar a exposição da matéria não só discutindo as restantes espécies da secção nessa parte ainda não tratadas, como adicionar às primeiras aquilo que posteriormente foi estudado, observado ou descoberto a seu respeito.

Além disso também à restrição dos nossos primitivos intuitos, aí expressos, de não «mais do que dar notícia de algumas *formas* de aveias» havemos de tirar um pouco, porque tendo podido encarar o assunto em tôda a sua extensão, na florística como na genética e na citologia, não limitaremos agora o seu estudo ao «caso português», mas integrando-o num sistema mundial que elaborámos e apresentamos sintèticamente em nota final, lhe damos, por esta forma, na «maneira» do seu tratamento taxonómico, coerência e generalidade universais.

---

1) Investigações subsidiadas pelo Fundo Sá Pinto distribuído pelo Senado da Universidade de Coimbra.

Avena sterilis L., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 54; THELLUNG in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 429-433, sensu str. [excl. var. vel f. *segetalem* (Trab.) Thell. et var. vel f. *solidam* (Hausskn.) Thell. + subsp. *byzantinam* (Koch) Thell.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 359, sensu str. [excl. subsp. *nodipubescentem* Malz. + subsp. *byzantinam* (Koch) Thell. + subsp. *pseudo-sativam* Thell.].

Avena fatua L. sensu amplo subvar. *basifixa* Malzev, l. c. (1930) 332, pro parte.

Distribuïção geográfica: Tôda a região mediterrânica prolongada em faixa sensìvelmente da mesma largura para o Oriente até à Ásia central (Turquestão e Afeganistão) e pelo Ocidente até às Ilhas Macaronésicas (Açôres, Canárias e Cabo Verde).

Introduzida na Europa média, na África e América meridionais.

Confrontem-se em MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) as áreas indicadas na sua fig. 64, aqui ampliadas nos limites ocidentais.

1. Subsp. **macrocarpa** (Moench) Briquet, Prodr. fl. cors. I (1910) 105, sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 386.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *macrocarpa* (Moench) Briq. + subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malzev, ex parte [excl. formas glumis ad 25 mm. longis], l. c. (1930) 386, 379.

Colmos com ou sem nós pubescentes; espiguetas grandes, 2-6-floras, com glumas de 30-50 mm. e glumelas de 20-40 mm.

α. var. **setosissima** Malz. em. Tab. Mor.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. var. *setigera* Malz., ex parte + subsp. *macrocarpa* (Moench)

Briq. var. *setosissima* Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 381, 389, t. 78, t. 79 fig. 1, t. 83, t. 87 et t. 88 fig. 1.

Avena sterilis L. var. $\alpha + \beta$, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 55, est. I fig. 1 et 2, est. VI fig. 24 et 29.

Culmis nodis glabris aut pubescentibus, panicula secunda rarius patente, spiculis glumellis inferioribus florum inferiorum dorso ad medium setosissimis, callo pilis elongatis certe c. 3 mm. longis munito, cicatrice oblonga.

a. subvar. **maxima** (Perez-Lara) Malzev, l. c. (1930) 389, t. 87 fig. 1.

Avena sterilis L. var. *maxima* (Perez-Lara) Thell., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 55, ex parte.

Colmos de nós glabros; fôlhas com baínhas glabras e com ou sem o limbo ciliado; espiguetas com glumas de 35-50 mm. e aristas de columela pubescente.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3464 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor mútica e glabra, glumelas acinzentadas)!

Herb. Univ. Lisboa

Lumiar, n.° 1 (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor mútica e glabra)! Estoril, n.° 2 (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)! Vila Nova de Portimão, n.° 8 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

b. subvar. **trichomaxima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis glabris, spiculis maximis, glumis c. 40-50 mm. longis, aristis inferne pubescentibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Serra de Monsanto, n.º 3463 [*typus*] (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor mútica e glabra) ! n.º 3465 (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)! Coimbra, n.º 3669 (espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores múticas e glabras)!

c. subvar. **hirsutimaxima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis hirsutis, spiculis maximis, glumis c. 40-50 mm. longis, aristis inferne pubescentibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Figueira da Foz, n.º 3462 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 5-6-floras, só com as 2 ou 3 primeiras flores pubescentes) !

Ilha de St.º Antão, Cabo Verde, n.º 281 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor mútica e glabra) (1)!

---

(1) HUBBARD em HILL, Flora of Tropical Africa, vol. X, part 1 (1937) p. 123, menciona a existência no herbário do British Museum de um specímen que, com dúvida, refere à *Avena sterilis* L., colhido por LOWE na Ribeira Grande, Santo Antão (HUBBARD escreve, por lapso certamente, St. António) do Arquipélago de Cabo Verde.

O exemplar de Coimbra não tem a indicação de colector mas está datado de Maio de 87; não é legível a indicação do sítio onde foi colhido, àparte a da Ilha, mas está certíssima a referência ecológica: «lugar baixo e sêco».

No que devemos assentar, como certo, é na existência da *Avena sterilis* em Cabo Verde.

d. subvar. **glabrisetigera** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis glabris, spiculis minoribus, glumis c. 30-35 mm. longis, aristis inferne glabris tantum scabriusculis.

I. forma **fusca** Tab. Mor., n. forma

Glumellis cineraceis.
Est. XI fig. 2.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.º 3638 [*typus*] (colmos erectos, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a 3.ª flor mútica e glabra)!

II. forma **nigrescens** Tab. Mor., n. forma

Avena sterilis L. var. *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 55, ex par.e, est. VI fig. 29.

Glumellis nigrantibus

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.ºs 3470 [*typus*] (espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra), 3471 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra), 3646 (colmos suberectos, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor glabra e mútica), 3494 (colmos suberectos, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Portimão, n.º 3472 (colmos suberectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

e. subvar. **trichosubulata** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis hirsutis, glumella inferiore apice biacuminato--subulato.

Est. XI fig. 1.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.° 3477 [*typus*] (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores múticas e glabras)!

f. subvar. **subulata** (Trab.) Malzev, l. c. (1930) 392, t. 88 fig. 1.

Colmos com nós e baínhas das fôlhas glabros; glumela inferior acuminado-assovelada.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3469 (colmos suberectos, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor glabra e mútica)! Souselas, n.° 3473 (espiguetas 2-floras)! Ourentão, n.° 3474 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra)! n.° 3468 (espiguetas 4-floras com as 2 últimas flores múticas e glabras)!

Herb. Univ. Lisboa

Coimbra, n.° 4 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Cintra, n.° 12 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Lavradio, n.° 6 (colmos erectos, limbo ciliado espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra)! Évora, n.° 11 (espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra)! Beja, n.° 9 (espiguetas 2-floras)!

Herb. Univ. Pôrto

Tua, n.° 9 (espiguetas 3-floras com a última flor glabra e mútica)! Odemira, n.° 8 (colmos erectos, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

g. subvar. **subulatisetigera** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis glabris, glumella inferiore apice biacuminato-subulato.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^{os} 3476 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 2-floras), 3670 (colmos suberectos, baixos, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Setúbal, n.° 3475 (espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra)!

Herb. Univ. Lisboa

Azambuja, n.° 3 (colmos erectos, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras)! Lisboa, n.° 5 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor mútica e glabra)! Margens do rio Chança, n.° 7 (colmos geniculados, limbo não ciliado, espiguetas 3-floras com a última flor aristada e subglabra)! Vila-Franca, n.° 10 (colmos geniculados, limbo ciliado, espiguetas 2-floras)!

β. var. **calvescens** Trab. et Thell., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 56, est. I fig. 3 et 4, est. VI fig. 30; MALZEV, l. c. (1930) 393, t. 84, t. 88 fig. 2.

Colmos com nós e fôlhas glabros; glumelas tôdas glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3642 (colmos erectos, limbo não ciliado, espiguetas 2-floras, glumelas acinzentadas)!

2. Subsp. × **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne, Fl. franç., ed. 3 (1875) 532 sec. MALZEV, l. c. (1930) 363.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne, ex parte [excl. subvar. *macrantham* Malz. et subvar. *armeniacam* Malz.] + subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.), ex parte [excl. formas glumis majoribus ± 25 mm.] + *Avena fatua* L. sensu amplo subvar. *basifixa* Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 363, 332.

Avena fatua × *sterilis* Florell, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 65.

Difere da subsp. *macrocarpa* pelas espiguetas menores, com glumas até 25 mm., 2-floras e cicatriz do calo ovóide, intermédia entre a da subsp. *macrocarpa* (Moench) Briq. var. *setosissima* Malz. e a da *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray.

α. var. **typica** Malzev em. Tab. Mor.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. var. *setigera* Malz., ex parte + subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne var. *typica* [excl. subvar. *macrantham* Malz.] MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 365, 381.

Avena fatua × *sterilis* Florell, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 65, est. I fig. 5 et 6, est. VI fig. 26.

Culmis nodis pubescentibus aut glabris; glumellis inferioribus hirsutis, callo pilis majoribus 3 mm.

a. subvar. **scabrimicrantha** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, vaginis hirsutis, glumis c. 20 mm. longis, glumella inferiore apice bidentato, aristis glabris.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Figueira da Foz, n.° 3489 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, glumelas negras)!

b. subvar. **nodipilosiuscula** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, vaginis glabris, glumis c. ± 25 mm. longis.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Pombal, n.° 3488 [*typus*] (colmos geniculados, limbo ciliado, glumelas negras)!

c. subvar. **psilathera** Thell., MALZEV, l. c. (1930) 367, t. 72, t. 75 fig. 2.

Avena sterilis L. subsp. *Ludoviciana* var. *psilathera* Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 314 not. et (var. vel f.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV A (1928) 443.

Colmos de nós glabros mas fôlhas com baínha pubescente; espiguetas com glumas de ± 25 mm. e glumelas inferiores bidentadas com aristas glabras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Pinhal de Leiria, n.° 3466 (colmos erectos, fôlhas com limbo bem ciliado, panícula muito depauperada, glumelas negras)!

d. subvar. **subulifera** Thell., MALZEV, l. c. (1930) 371, t. 75 fig. 3.

Avena sterilis L. subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne forma *subulifera* Thellung in Fedde, Repertorium XIII (1913) 53.

Colmos com nós e fôlhas subglabros, glumelas prolongadas em pontas assoveladas.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Lisboa, n.º 3467 (colmos geniculados)!

β. var. **subpubescens** Tab. Mor., n. varietas

Culmis nodis vagina et lamina foliorum glabris; spiculis bifloris, glumis ad 20 mm. longis, glumella inferiore primi floris dorso ad medium sparse pilosa et ea secundi floris dorso glabra aut subglabra; callo pilis c. 3 mm. longis certe.

Differt ab Avena fatua L. subvar. basifixa Malz. et ab Avena sterili L. var. media Malz. callo pilis longioribus et etiam a prima spiculis flore primo glumella inferiore dorso sparse pilosa, a secunda spiculis flore secundo glumellis dorso glabris.

Est. II fig. 5-6; est. V.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Alcabideque (Condeixa) n.º 3855 [*typus*]!

MALZEV, o autor que até hoje mais larga, minuciosa e brilhantemente estudou as aveias da secção *Euavena* numa obra modelar pelas suas qualidades pedagógicas de exposição, e largamente documentada sob o ponto de vista botânico — *Wild and cultivated Oats sectio Euavena*, 1930, subordinou o seu trabalho na taxonomia a dois princípios: formação de espécies amplamente concebidas, espécies colectivas, a cujo critério não é estranha a idea do seu suposto encadeamento filogenético, e subdivisão dessas

espécies, quer em subespécies delimitadas por um critério mixto, morfológico-geográfico, de distribuïção regional, quer em proles quando dentro da distribuïção conferida à subespécie ocorra uma pretensa segregação areal, delimitando uma fracção da área subespecífica. «*By the term subspecies we mean related groups occupying definite areas of distribution and characterized by common hereditary features, wich do not occur outside of the limiting areas («the geographical species» of many authors). By the term proles we mean smaller groups wich, differing from each other by a series of sharply expressed hereditary morphological characters, occupy a part of the area of the subspecies*» (MALZEV, *l. c., 1930, p. 490).*

As variedades são por êle manifestamente concebidas como demonstração das séries homólogas do seu eminente compatriota VAVILOV.

A título de documentação apresento no quadro II, em arranjo sugestivo, as espécies *Avena fatua* L. s. amplo, *Avena sterilis* L. s. amplo e *Avena strigosa* Schreb. s. amplo, tal como as concebeu o autor em referência.

Mas por muito que nos possam seduzir ideas que didàcticamente é possível expor com a aliciante sedução com que elas se apresentam no quadro que elaborámos, o certo é que, e porque de factos se trata, essas ideas lhes não correspondem e os não traduzem em tôda a sua extensão, ou até se apresentam contraditórias com êles.

Temos necessidade para esclarecimento do assunto de nos alongar um pouco. Podíamos fazê-lo a final; supomos porém conveniente, para maior clareza, discuti-lo nesta altura, a propósito da *Avena sterilis*, porque os princípios que desta discussão resultam aplicam-se às outras espécies, subordinados, embora, ao particularismo de cada uma delas.

É o conjunto de formas que no quadro II figura antes do traço vertical duplo da esquerda que constitue a *Avena sterilis* no sentido restrito; o que está depois até ao seguinte pertence à *Avena byzantina*. O primeiro compreende as três subespécies: *trichophylla*, *macrocarpa* e *Ludoviciana*. A subespécie *trichophylla* é caracterizada pela posse de

colmos com nós pubescentes («*inter ssp. Ludovicianam et ssp. macrocarpam est intermedia, a quibus differt praecipue culmis nodis pubescentibus*» MALZEV, l. c., p. 380), em concordância com uma distribuïção geográfica própria e oriental restrita: da Ásia Menor à Pérsia, da Palestina à Crimeia (MALZEV, l. c., fig. 64). É evidente que o mencionado carácter morfológico só por si não poderia definir um grupo da categoria da subespécie, quer pela sua pequena importância modeladora, digamos assim, quer pela sua má expressão, pois se encontram todos os graus de transição entre indivíduos com essa pubescência bem expressa: pêlos abundantes e compridos dum e doutro lado dos nós em todo o côlmo, àqueles em que, no mesmo côlmo, os nós inferiores são glabros e os superiores mais ou menos pubescentes, a ou ros em que a pubescência só à lupa se nota com segurança e apenas na parte inferior dos nós, dado o reduzido tamanho e a pouca densidade dos pêlos.

Não esqueço que o autor escreveu: «*differt praecipue*» e que na linguagem taxonómica muitas vezes mencionamos um só carácter, ainda que pouco evidente, na diferenciação de grupos relativamente elevados, mas que isto traduz sempre, e embora, a circunstância da subordinação duma multidão maior ou menor de outros caracteres, porventura, individualmente considerados, menos constantes, mas sempre presentes na sua maioria e cujo conjunto é que imprime feição ao grupo.

É o caso das Monocotiledóneas, para utilizarmos um exemplo exageradamente demonstrativo, as quais, embora essencialmente e quási sempre bem definidas pela posse de um cotilédone, nem por isso é necessário averiguar da existência dêsse cotilédone único para podermos reconhecer com certeza o grupo, porque êste se evidencia nos tais caracteres subordinados.

Porém no caso em discussão não há mesmo um conjunto de formas com nós pubescentes delimitado dentro do campo de variação dos grupos *α setigera* e *β subcalvescens*, únicas variedades que MALZEV atribue à sua *trichophylla*, pois o carácter da pubescência dos nós aparece combinado com os caracteres que serviram para definir as

variedades e subvariedades das outras subespécies *macrocarpa* e *Ludoviciana;* breve: está certamente na dependência dum gene ou factor que livremente se combina e recombina segundo as leis da hereditariedade mendeliana.

Mas também a caracterização resultante da distribuïção geográfica não é válida, pois a pretendida subespécie se não limita ao Oriente, ocorrendo abundantemente em Portugal, segundo se verifica do estudo dos especímenes portugueses, como também existe noutros pontos do Ocidente mediterrânico onde a sua existência está bem documentada principalmente no Herbário de WILLKOMM, e sem que possamos considerá-la como introduzida, contràriamente à crença de MALZEV. Resumidamente: nada justifica, cremos, a individualização da subespécie *trichophylla* dentro da *Avena sterilis, sensu amplo* ou *stricto* que se tome.

MALZEV chegou porém àquele resultado por um vício e, possìvelmente, uma deficiência do seu processo taxonómico: a deficiência do número e variedade de origem dos exemplares estudados e o vício da aceitação do critério geográfico para um grupo objecto de cultura.

De facto as condições de distribuïção geográfica podem fornecer elementos subsidiários para a definição taxonómica, mas só, evidentemente, quando se trate de populações naturais totalmente isentas da intervenção directa do homem; e mesmo neste caso, se a mutação está na origem da diferenciação dos grupos, com o que todos parece que concordamos, e se essas mutações se repetem, como também sucede, então a distribuïção perde todo o seu valor como indicador filogenético.

Mas no caso presente, tratando-se duma planta de larga e antiga cultura, que o mesmo é dizer distribuída pelo comércio de sementes, não pode, com tôda a certeza, a sua distribuïção actual ter qualquer valor como índice de filiação, parentesco ou semelhança que interessem à classificação filogenética. E nem, dentro da secção *Euavena*, estas considerações deixam de ter validade, mesmo para os grupos de multiplicação expontânea, por duas razões. Primeiro porque são de facto as sementes pertencentes a êsses grupos distribuídas como impurezas com as sementes dos

grupos cultivados; segundo porque, como conseqüência da hibridação generalizada entre os grupos de igual grau de poliplòidismo, pelo menos, os genes dos primeiros são levados e distribuídos no estado criptomérico da recessividade mendeliana dum extremo ao outro do globo numa simples troca de sementes para cultura e encobertos pelo fenótipo destas. Por êstes motivos apenas reconhecemos nós na *Avena sterilis* L. s. str. as duas subespécies *macrocarpa* e *Ludoviciana*. Esta, embora difícil de distinguir da primeira, possue no entanto um conjunto de caracteres, os que vão apontados na sua diagnose, que lhe dão uma certa individualidade, e, por outro lado, conforme demonstrámos na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, p. 65), êsse conjunto de caracteres é o que resulta, sem dúvida, da sua origem híbrida. Se passamos a adoptar aqui, e para o futuro, a nomenclatura ordinária, neste como para os outros híbridos do grupo, é apenas por comodidade, necessidade por vezes, e noutros casos lógica.

Com efeito a fórmula nomenclatural dos híbridos só tem uma justificação: a de revelar a sua origem e, segundo provàvelmente foi pensado ao decretá-la, a sua morfologia. Ora num grupo como êste, profundamente estudado, só cumpriria ela a sua missão indicando para os progenitores os respectivos grupos infraespecíficos, o que tornava, certamente, as fórmulas extraordinàriamente longas e incómodas no uso. Noutros casos porém o mesmo fenótipo, e a taxonomia só classifica fenótipos, encobre não só vários genótipos, como progenitores especìficamente diferentes, de tal maneira que a fórmula que mencionasse alguns deles induziria em êrro quando realmente se tratasse do produto resultante da anfimixia de quaisquer dos restantes. Noutros exemplos ainda o produto não se distingue de um dos pais, e a fórmula que os indicasse nada exprimiria sob o ponto de vista morfológico. Finalmente, se mesmo os híbridos com fenótipo da primeira geração se estabilizam com perda da sua própria heterozigocidade (TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 264), a caracterização como híbridos acaba por se perder também ou não tem

sentido, possuindo a forma dali para o futuro o valor duma variedade bem definida.

Outro ponto temos ainda a esclarecer desde já: o da nossa concepção dos grupos neste estudo.

Os específicos tomámo-los de Lineu. Já expusemos noutro sítio (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 278) que a origem filogenética dêstes grupos nas Aveias pode conceber-se de maneiras diversas, tôdas igualmente possíveis. Êste «pode conceber-se» tem um valor inteiramente mutacionista, e subordina-se ao conceito de que o sentido da mutação é imprevisto: não se faz para o mais fácil (como se nós pudéssemos avaliá-lo!) ou para o mais próximo (no sentido exterior do parentesco das formas); as unidades, genes ou factores, transformam-se noutras: é tudo quanto sabemos, e é isto o que é possível. As próprias séries ortogenéticas nos aparecem assim apenas porque lhes impomos nós uma lógica que é a dos nossos conhecimentos de utilidade ou de relações funcionais.

Foi porque estas ideas do mecanismo da variação surgiram fulgurantemente que a linguagem dos livros de morfologia que ainda hoje nos passam pelas mãos, ou daqueles que agora mesmo se publicam, é tôda desta natureza:

«We cannot agree that the heterosporous ferns may be as old as the homosporous; or that the seed plants may be as old as the ferns. *When all the geological evidence is in, it must confirm the sequence: homospory, heterospory, seed.*» (CHAMBERLAIN, Gimnosperms, 1935, p. 33)!

«Cette plante (*Cycadocarpidium*) est plus ancienne encore que les Caytoniales et l'on peut faire à leur sujet une supposition analogue à celle suggérée par les *Bennettites*, soit: l'enroulement sur les ovules des feuilles carpellaires; nous aurons alors l'impression *du faible effort que la nature avait à s'imposer pour passer du type gymnosperme au type angiosperme.*» BEAUVERIE, La Systématique des Formes, 1931, p. 39), etc.!

Não podemos aceitar estas deduções e esta lógica: esta doutrina; e é por essa razão que não juntamos a *Avena byzantina* Koch à *Avena sterilis* L., nem a *Avena sativa*

L. à *Avena fatua* L., ou a *Avena strigosa* Schreb. à *Avena barbata* Pott.

Concebemos todos os grupos de qualquer categoria como traduzindo potencialidades genéticas que difícilmente se deixam subordinar, com reversão possível, às condições exteriores; noutra linguagem: hereditários. Não démos cabimento a «ecófenos», isto é, traduções morfológicas lábeis acompanhando fielmente a variação subtil dos agentes exteriores, o que significa não hereditários, ainda que reconheçamos que, afinal, é tão necessário o estudo duns como o dos outros.

O que distingue pois subespécies de variedades, subvariedades ou formas, e estas umas das outras, é apenas a importância sucessivamente decrescente dos caracteres considerados, importância aquilatada aqui, e neste momento, para as variedades pela capacidade sensível de tradução das possibilidades de relações genéticas dos grupos infraespecíficos entre si ou dêstes com outros de espécies próximas; para as subvariedades a revelação da independência cromosómica ou factorial dos caracteres considerados.

Com efeito na variedade *pilosissima* da subespécie *macrocarpa* distinguiu MALZEV quatro subvariedades; com o mesmo critério, que se traduz simplesmente em distinguir o que realmente é possível reconhecer diferente, descrevem-se muitas mais: teòricamente tantas quantas as combinações matemáticas dos caracteres independentes considerados o permitirem. É o problema de JORDAN afinal; e como nova demonstração do caso não valia a pena realmente eu descrever as formas que descrevo, ainda que a lógica o pedisse, porque, para nos tornarmos coerentes, ou havíamos de renegar as anteriormente descritas por grandes naturalistas: TRABUT, THELLUNG, MALZEV, etc. ou distinguir as outras mais. O valor do caso aqui é êste: primeiro o tratar-se dum grupo em cultura onde tôda a minúcia pode ter interesse; segundo fornecer ao próprio genèticista um instrumento de expressão verbal conciso, e até fazer genética através da própria florística, pois se a genética dá a esta a sua base experimental que a rejuvenesce, também aquela, quando usada com linguagem precisa, fornece à genética

dados preciosos para o conhecimento da independência dos caracteres ou da sua definição unitária, principalmente. Como sugestiva exposição do assunto apresento no quadro III, sintèticamente, as combinações que produziram as variedades, subvariedades e formas portuguesas na *Avena sterilis* L. Mas bastava que se tomasse a mais em consideração o número de flores por espigueta para aquele número passar de duplicar, etc. Entendi satisfazer a sistemática, sem deixar de fornecer elementos interessantes aos genèticistas, juntando uma breve descrição a cada especímen com indicação dos caracteres não utilizados na definição sistemática do grupo, de maneira a obter, desta forma, uma noção da sua multiplicidade e, ao mesmo tempo, das suas combinações com os primeiros.

Estou convencido que as duas formas que descrevi na subvar. *glabrisetigera* Tab. Mor. caracterizadas pela côr das glumelas se hão-de repetir com êsses mesmos caracteres nas outras subvariedades e, possìvelmente mesmo, uma terceira de côr amarela. Como porém as não observei em cultura e o exame dos exemplares em herbário me não traz inteira segurança deixei de lhes dar individualidade taxonómica.

Avena fatua L., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 56; THELLUNG in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 421-427, sensu str. [excl. varietates vel formas *transientem* Hausskn., *pseudo-transientem* Thell., *pseudo-basifixam* Thell., *basifixam* Malz. et *glabricallam* Thell. + + subsp. *sativam* (L.) Thell.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 287, sensu str. [excl. subvar. *basifixam* Malz. + + subsp. *macrantham* (Hack.) Malz. + subsp. *nodipilosam* Malz. + subsp. *sativam* (L.) Thell. + subsp. *praegravem* (Krausse) Malz.].

Distribuïção geográfica: Tôda a Europa e Ásia ocidental, desde o limite setentrional das culturas até ao Norte de África, Egito e Eritreia, desde o Turquestão ao Arquipélago dos Açôres. (Em parte, MALZEV, l. c., 1930, fig. 63).

1. Subsp. **fatua** (L.) Thell.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *setentrionalis* Malz. + subsp. *meridionalis* Malz. + subsp. *fatua* (L.) Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 292, 304, 314.

Espiguetas com glumas até 30 mm. e glumelas até 25 mm.

α. var. **pilosissima** S. F. Gray, TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 57, est. V fig. 19-21, est. VI fig. 27.

Avena fatua L. sensu amplo var. *valdepilosa* Malz. + var. *grandis* Malz. + var. *pilosissima* S. F. Gray, MALZEV, l. c. (1930) 294, 306, 316, t. 39, t. 41 fig. 1-2, t. 45, t. 47 fig. 1-2, t. 52, t. 53 fig. 1-4.

Espiguetas com glumelas inferiores de, pelo menos, as duas flores basilares, densamente hirsutas; pêlos do calo com mais de 3 mm.

a. subvar. **scabrida** Malzev, l. c. (1930) 318, t. 35 fig. 3-4.

Colmos com nós glabros; espiguetas 3-floras com glumas até 30 mm.; arista com columela glabra, mas áspera.

I. forma **albescens** Haussknecht in Mitteil. d. Geogr. Ges. III (1884) 237.

Glumelas claras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Chaves, n.º 1935 (espiguetas com glumas de 20-27 mm. e a 3.ª flor aristada com glumela inferior

pubescente)! Covilhã, n.º 3856 (espiguetas com glumas de 22-27 mm. e a 3.ª flor aristada mas com glumela inferior glabra)!

II. forma **nigrescens** Haussknecht in l. c. (1884) 237.

Glumelas negras ou castanho-escuras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Alcabideque (Condeixa), n.º 3851 (fôlhas glabras, espiguetas com a 3.ª flor aristada e glumelas glabras)! Rio de Galinhas (Almalaguês), n.º 3852 (fôlhas glabras, espiguetas com a 3.ª flor aristada e glumelas glabras)!

b. subvar. **biflora** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis pubescentibus, spiculis semper bifloris, glumis c. 20-25 mm. longis.

I. forma **cinerascens** Haussknecht in Mitteil. d. Geogr. Ges. III (1884) 237.

Glumelas acinzentadas.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Miranda do Douro, n.º 3454 [*typus*]! S. Martinho de Angueira, n.º 3653 (nós tènuemente pilosos)! Condeixa, n.º 3854!

Herb. Univ. Pôrto

Vimioso, n.º 1 (nós tènuemente pilosos)!

c. subvar. **valdepilosa** (Malz.) Tab. Mor.

Avena fatua L. sensu amplo var. *valdepilosa* Malzev, l. c. (1930) 294, t. 39, t. 41 fig. 1-2.

Colmos com nós pubescentes; espiguetas 3-floras com glumas até 25 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.º 3763 (3.ª flor com glumelas glabras mas aristada)! Coimbra, n.ºs 3666 e 3700 (3.ª flor com glumelas glabras mas aristada)! Alcabideque (Condeixa), n.º 3853 (3.ª flor com glumelas glabras mas aristada).

d. subvar. **parva** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, panicula contracta, spiculis semper bifloris, glumis c. 16-20 mm. longis, glumellis nigrantibus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Ilha de S. Miguel: Relva, n.º 524, BRUNO T. CARREIRO [*typus*]!

β. var. **glabrata** Peterm., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 57, est. V fig. 22, est. VI fig. 28.

Avena fatua L. sensu amplo var. *glabrata* Peterm., MALZEV, l. c. (1930) 320, t. 53 fig. 5-6.

Colmos com nós glabros; espiguetas com glumas de 20-25 mm., glumelas glabras e calo com pêlos de mais de 3 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.º 3764 (espiguetas 3-floras com a última flor aristada)! Coimbra, n.º 3994 (espiguetas 2-floras, um pouco mais pequenas do que no especímen anterior)!

γ. var. **intermedia** (Lestib.) Lej. et Court., TABORDA DE MORAIS, l. c. (1936) 58, est. VI fig. 25.

Avena fatua L. sensu amplo var. *intermedia* (Lestib.) Lej. et Court., MALZEV, l. c. (1930) 323, t. 53 fig. 7-8.

Glumelas inferiores esparsamente pilosas; pêlos do calo com menos de 3 mm.

b. subvar. **minima** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis glabris, foliorum vagina et lamina glabris sed scabriusculis; spiculis bifloris, glumis ad 15 mm. longis; callo pilis c. 1-2 mm. longis.

Differt a typo varietatis glumis minoribus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Vila Franca, n.º 3765, A. R. DA CUNHA, [*typus*]!

São inteiramente aplicáveis aqui, à subespécie *setentrionalis* Malz., tôdas as considerações que fizemos para a subespécie *trichophylla* (Koch em. Hausskn.) Malz. da *Avena sterilis*. Nem morfológica nem geogràficamente se caracteriza aquela subespécie. MALZEV confere-lhe distribuïção geográfica a oriente duma linha que partindo do Mar Branco vai, por perto do lago Aral, ao centro da Ásia (l. c., 1930, fig. 63). Não é exacto; as formas de nós pubescentes: «*Glumae ad 25 mm. longae, glumella inferior ad 20 mm. longa. Culmi nodis pubescentibus.*» (MALZEV, l. c., 1930, p. 290), ocorrem em Portugal, que está no outro extremo do continente europeu; e dada a formação generalizada dos enormes singâmeões da secção *Euavena* devem igualmente aparecer em pontos intermédios; não se individualiza pois geogràficamente e não se caracteriza suficientemente sob o ponto de vista morfológico.

Quanto à subespécie *meridionalis* Malz. é ela definida

pelas glumas de 25-30 mm. e a posse duma área meridional interrompida que se estenderia da Península Ibérica pelo Norte de África à Eritreia, Ásia Menor e centro da Ásia, sem se sobrepor nunca às das outras subespécies: *setentrionalis* Malz., *fatua* (L.) Thell., e *cultiformis* Malz., de áreas mais setentrionais (l. c., fig. 63). Não sabemos nós se de facto ela se restringe apenas à zona descrita; mas o que com segurança podemos afirmar é que sobrepondo-se à sua a área das outras duas: *setentrionalis* e *fatua*, como acima apontámos, deixaria aquela de ser, dentro do próprio critério do seu autor, uma subespécie para se tornar numa prole. Por outro lado para que o limite separador morfológico entre ela e as *setentrionalis* e *fatua* fôsse o dos 25 mm. no comprimento das glumas era necessário: ou admitir o «critério da discontinuïdade», discontinuïdade que aqui não encontrámos pela verificação que fizemos em exemplares nossos e alheios da passagem gradual dos de menos aos de mais de 25 mm., ou tomar como bom o «critério quantitativo» duma separação conveniente, que não reconhecemos como razoável.

Em síntese podemos agora dizer que a distribuïção da subespécie *fatua* como aqui a concebemos vai, além das áreas indicadas em MALZEV (l. c., 1930, fig. 63), pelo Norte de África até Marrocos, Melila, Ceuta, etc. (JAHANDIEZ et MAIRE, Catalogue des Plantes du Maroc I, 1931, p. 50), Portugal e Espanha (onde, nesta última, a sua existência está bem documentada no Herbário de WILLKOMM), até aos Açôres (1).

Também à subvariedade *biflora* Tab. Mor. forma *cinerascens* Hausskn. devemos algumas considerações desenvolvidas.

Tendo colhido no extremo Nordeste de Portugal, em S. Martinho de Angueira, concelho de Miranda do Douro, em Setembro de 1935, algumas cariopses maduras de *Avena*

---

(1) Incidentemente certificaremos agora que o especímen a que fizemos referência na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, p. 59: KNEUCKER n.º 443) e em que nos reservámos, é simplesmente a *Avena fatua* L. e não a *Avena Wiestii* Steud. como originàriamente se encontra denominado.

fatua que me despertaram a atenção imediata pela côr cinzenta das glumelas, muito diferente daquela que estava habituado a ver nesta espécie e ainda, depois, alguns especímenes idênticos junto à cidade de Miranda do Douro (n.º 3454), procurei verificar se tal côr provinha duma má maturação ou duma condição edafo-climática predominante naquela região tão individualizada do solo português.

Semeei por isso no Jardim Botânico as primeiras cariopses das quais obtive o especímen n.º 3653, podendo desta forma verificar que a côr observada era caracter constante e hereditário. E, simultâneamente, obtinha na descendência do trihíbrido *Avena fatua*×*sativa*×*sterilis* Tab. Mor. [=*Avena sativa* L. forma *subpilifera* (Malz.) Tab. Mor.] um segregado em tudo semelhante aos exemplares de Miranda do Douro e S. Martinho de Angueira. Entendi por isso que convinha dar-lhe individualidade, pois por si só esta subvariedade é a documentação bastante de que a côr negra da *Avena fatua* é o resultado de, pelo menos, dois factores cumulativos um dos quais daria o «cinzento» e os dois combinados o «negro» ou castanho muito escuro, comportamento de resto já averiguado sob o ponto de vista da natureza bifactorial para o «negro» (LOVE and GRAIG, *The relation between color and other caracters in certain Avena crosses in* Amer. Nat., 52: 369-383; citação de MATSUMURA, *Genic Analysis in Avena in* Journ. Fac. Sc. Hokkaido Imp. University, s. V, I. 2, 1931, p. 79).

E por semelhança poderemos deduzir que o caso da *Avena sterilis* L. formas *fusca* Tab. Mor. e *nigrescens* Tab. Mor. seja idêntico a êste. Mais ainda: do facto de as variedades *calvescens* da *Avena sterilis* e *glabrata* da *Avena fatua* apresentarem côres claras: brancas ou amareladas, por vezes acinzentadas, côres que são também geralmente as das variedades de *Avena sativa* com glumelas glabras, podemos aventar, igualmente, que um dos factores para a côr negra resida num mesmo cromosoma com o factor para a pubescência das glumelas. Mas como, por outro lado, existem formas quer da *Avena fatua* L. (forma *albescens* Hausskn.) quer da *Avena sativa* (var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor. f. *cinerea* Tab. Mor.) com o factor para a pu-

bescência presente e possuindo glumelas claras ou amarelas, havemos de admitir a separação linear cromosómica entre o factor da pubescência e os da côr.

Já na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot., 1936, p. 58) revelei a existência da *Avena fatua* generalizada à maior parte do País e ocorrendo mesmo em tais condições de abundância, nalguns pontos, que entrava como elemento de aprêço nas forragens de Abril. Não tenho mais do que confirmar com novos achados aquela informação. Em fins de Abril de 1939 fui encontrar em Alcabideque, junto de Condeixa, campos de cultura com *Avena fatua* destinada a forragem e que obteem, explicou-me o proprietário dum dêsses campos, deixando que expontâneamente ela se semeie em cada ano para colhêr novamente no ano seguinte, ou então separando da panícula, na planta em pé, as sementes destinadas a êsse fim, ou ainda, ceifando antes do perfeito estado de maturação, recolhendo em sítio conveniente, e aproveitando depois as sementes que expontâneamente se libertam.

A pesar do incómodo que lhe traz o facto das sementes serem caducas o lavrador, que também conhece e utiliza o Aveão (*Avena sativa* e *Avena byzantina*), nem por isso abandona a *Avena fatua* que se lhe revela vantajosa como forragem pelo seu maior desenvolvimento vegetativo e talvez, também, pela maior brevidade do seu ciclo fenológico.

Será talvez um problema de genética, com interesse agrícola, transportar para qualquer das duas *Avena sativa* e *Avena byzantina* aqueles caracteres da *Avena fatua*, se é que não foi já realizado, consciente ou inconscientemente, nalgumas dessa multiplicidade de óptimas variedades culturais que, sobretudo os americanos e também os suecos, teem obtido nos últimos tempos, de há trinta anos para cá, sendo porém certo que esta precocidade da *Avena fatua*, no nosso país, pelo menos, parece desconhecida, pois na grande obra de MALZEV (p. 288) apenas se lhe dá como época de floração o período de Maio e Junho.

Teòricamente, pelo que se sabe do comportamento fenotípico dos híbridos da primeira geração entre, por

exemplo, as variedades da *Avena sativa* L. de glumelas glabras, com as variedades de glumelas pubescentes das *Avena sterilis* ou *Avena fatua*, também o cruzamento da *Avena fatua* L. var. *glabrata* Peterm. com a *Avena sterilis* L. var. *setosissima* Malz em. Tab. Mor. deve dar um fenótipo que se distinguirá por possuir uma rara pubescência apenas na glumela inferior da 1.ª flor [semelhante à *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor.]. Ora êste fenótipo existe: é a variedade a que dei o nome de *Avena sterilis* L. subsp. *Ludoviciana* (Dur.) Gillet et Magne var. *subpubescens*. Será legítimo supor-se que a sua origem é a que a teoria prevê. Falta-nos a experimentação para o afirmar.

Avena sativa L., TABORDA DE MORAIS, in Bol. Soc. Brot., XI (1936) 62.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thellung in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^A (1928) 427-429, pro parte.

Avena fatua L. sensu amplo, MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 287 ex parte [excl. subsp. *meridionalem* Malz. + subsp. *setentrionalem* Malz. + subsp. *fatuam* (L.) Thell. + subsp. *cultiformem* Malz.].

A *Avena sativa* distingue-se da *Avena byzantina* Koch, conforme já indicámos na primeira parte dêste estudo, pela organização da espigueta, que apresenta, na primeira:

a) pseudo-articulação da base da espigueta inclinada geralmente de ± 25-30°, às vezes de 35-40°;
b) raquila entre a 1.ª e a 2.ª cariopses ficando prêsa, na tracção mecânica, à cariopse inferior, pelo funcionamento duma pseudo-articulação na base da 2.ª cariopse;
c) só a flor inferior aristada (às vezes tôdas sem aristas).

Ora como êste conjunto de caracteres se dissocia em *crossing-over*, aparecendo nalguns casos com o caracter indicado em b) pseudo-articulação basilar mais inclinada, a ± 45°

(subvar. *heteroclita* Tab. Mor.), ou ainda arista nas duas flores (subvar. *arundinacea* Schur.), e, com a pseudo-articulação como indicada em a), fractura da raquila entre a 1.ª e 2.ª cariopses junto à cariopse inferior (subvar. *Kasanensis* Vav., *speltiformis* Vav. et *spelticola* Malz.), tomámos, *a ultima ratio*, como critério distintivo da espécie, na separação entre *Avena sativa* e *Avena byzantina*, a persistência da maioria dos três caracteres indicados.

1. Subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. subsp. *sativa* Thellung in Vierteljahrsschr. d. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 235, ex parte et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 426-427, ex parte.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *nodipilosa* Malz. + subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. + subsp. *sativa* (L.) Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 299, 309, 333.

Cariopses envolucradas agudas no ápice ou longamente atenuadas e acuminadas, com 14-23 mm. de comprimento por 2-3 mm. de largura e 2-3 mm. de espessura.

α. var. **pilosa** (Koeler Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *pilosa* (Koeler) Malzev, l. c. (1930) 336, t. 56 fig. 1, ex parte [excl. syn. et subvar. *subpilosam* Thell. et subvar. *glabricallam* Thell.].

Colmos com nós e fôlhas glabros; espiguetas 3-floras com glumas até 25 mm.; glumelas inferiores da 1.ª e 2.ª flores mais ou menos densamente hirsutas, sempre a 1.ª mais do que a 2.ª; pêlos do calo com mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 35-40°.

b. subvar. **pilifera** (Malz.) Tab. Mor., (um segregado (?) da *Avena fatua*×*sativa* ×*sterilis* Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XII, 1937, 265).

Avena fatua L. subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. var. *pilifera* Malzev, l. c. (1930) 311, t. 50 fig. 1.

Distingue-se do tipo da variedade pela posse de colmos com nós pilosos e glumas até 30 mm.

Est. XIX fig. 3-7.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra.

Coimbra, n.º 3662 (espiguetas com a 3.ª flor mútica e glabra; glumelas negras com pêlos castanhos)!

β. var. **subpilosa** (Thell.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo em. Hausskn. subsp. *sativa* (L.) Thell. var. vel f. *subpilosa* Thellung in Ber. Schweiz. Bot. Ges. XXVII/XXIX (1920) 172 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^A (1928) 428.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *pilosa* (Koeler) Malz. subvar. *subpilosa* (Thell.) Malzev, l. c. (1930) 337.

Avena sativa>×*sterilis* Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 67, est. IV fig. 15-18.

Colmos com nós glabros ou muito levemente pubescentes e fôlhas glabras; espiguetas 2-floras com glumas de 25-30 mm.; glumela inferior da 1.ª flor esparsamente hirsuta; pêlos do calo com mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 35-40°, às vezes mais (subvar. *heteroclita* Tab. Mor.)

I. forma **pallida** Tab. Mor., n. forma

Glumellis pallidis.
Est. II fig. 1-2.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.^{os} 3490 [*typus*], 3491! Lagos, n.° 3478!

II. forma **cinerea** Tab. Mor., n. forma

Glumellis cinericeis.
Est. XIV fig. 6.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Chaves, n.° 1986 [*typus*]!

III. forma **subpilifera** (Malz.) Tab. Mor., n. comb. (= *Avena fatua* × *sativa* × *sterilis* Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot., XII, 1937, 265).

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. var. *pilifera* Malz. subvar. *subpilifera* Malzev, l. c. (1930) 311.

Colmos com nós levemente pubescentes; glumelas negras.

Esta forma difere apenas da var. α subvar. *pilifera* na glabricidade total da glumela inferior da segunda flor, e da terceira quando porventura existe.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Coimbra, n.° 5995 (êste especímen, tendo perfeitamente a morfologia do número 3662 da subvar. *pili-*

fera, apenas se distingue daquele na glabricidade da glumela inferior da 2.ª flor, e da 3.ª se existe)!

b. subvar. **heteroclita** Tab. Mor., n. subvar.

Differt a typo varietatis tantum articuli floris inferioris areola simillima ad eam Avenae byzantinae.

Est. IV fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.os 3842, 3996, 3997 [*typus*]!

c. subvar. **subtransiens** Tab. Mor., n. subvar.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *fatua* (L.) Thell. var. vel f. *transiens* (non Hausskn.) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 342 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^A (1928) 427; MALZEV, l. c. (1930) 336, in syn. *Avenae fatuae* L. sensu amplo subsp. *sativae* (L.) Thell. var. *pilosae* (Koeler).

Avena fatua × *sativa* Asch. et Graeb. var. α, TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 69, est. V fig. 32-33, est. VII fig. 31.

Culmis nodis et foliis glabris; spiculis bifloris, glumis c. 25 mm. longis, glumellis nigris, callo pilis c. ± 5 mm. longis.

Differt a typo varietatis spiculis minoribus.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3766 [*typus*]!

d. subvar. **gigantea** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis nodis et foliis glabris, spiculis magnis, glumis c. 30-35 mm. longis, glumellis albis.

Est. XIV fig. 10.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Caldas da Rainha, n.° 2970 [*typus*]!

γ. var. **subuniflora** (Trab.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *nodipilosa* Malz. var. *glabriuscula* Malz. + subsp. *macrantha* (Hack.) Malz., var. *longipila* Malz., + subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *subuniflora* (Trab.) Malzev, Wild and cultivated Oats (1930) 301, 312, 338, t. 43 fig. 1-2, t. 50 fig. 2, t. 56 fig. 2.

Glumelas tôdas glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 25-30°.

Est. XIII fig. 1-12; est. IV fig. 9.

Especímenes: (1)

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.^{os} 3820 (glumas até 30 mm., glumelas até 22 mm.), 3823 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm., columela não torcida nem anegrada), 3825 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm.), 3826 (glumas até 30 mm., glumelas até 19 mm.)! Figueira da Foz, n.° 3824 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)! Serra de Monsanto, n.° 3821 (glumas até 27 mm., glumelas até 20 mm., columela não torcida nem anegrada)! Cazevel, n.° 3827 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)! Lagos, n.° 3828 (glumas até 29 mm., glumelas até 19 mm.)! Faro, n.° 3822 (glumas até 29 mm., glumelas até 18 mm., columela não torcida nem anegrada)! Portalegre, n.° 3829 (glumas até 28 mm., glumelas até 18 mm.)! n.^{os} 3843 (glumas até

(1) Excepcionalmente vão êstes especímenes indicados não por ordem geográfica, mas pela ordem decrescente do tamanho das espiguetas.

30 mm., glumelas até 19 mm.), 3769 (glumas até 28 mm., glumelas até 17 mm.)! Pinhal de Leiria, n.° 3830 (glumas até 26 mm., glumelas até 17 mm.)! Alentejo, n.° 3831 (glumas até 27 mm., glumelas até 16 mm.)! Coimbra, n.^{os} 3832 (glumas até 25 mm., glumelas até 16 mm.), 3833 (glumas até 26 mm., glumelas até 16 mm.), 3843 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm.) (1)! Souselas, n.° 3834 (glumas até 25 mm., glumelas até 15 mm.)! Pinhal do Urso, n.° 417 (glumas até 20 mm., glumelas até 14 mm.)!

Todos êstes especímenes possuem nós glabros.

δ. var. **transiens** (Hausskn.) Tab. Mor., *in hoc loco non alio.*

Avena fatua L. d. *transiens* Haussknecht in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) 238, ex parte, fig. V et IX (2).

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thell. forma *pseudo-transiens* Thellung («nov. forma hypothetica») in FEDDE, Repertorium XIII (1913) 55 not. 3 et (var. vel f.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^{A} (1928) 427.

---

(1) Exemplar anómalo pelo desenvolvimento excepcional do ráquis em algumas espiguetas, que ocorrem simultâneamente com outras normais.

Nas fotografias que apresentamos dêste exemplar — est. XVII fig. 1-2, a primeira condiz perfeitamente com a tab. 51 fig. 2 de Malzev, l. c., como correspondendo à *Avena fatua* L. s. amplo subsp. *macrantha* (Hack.) Malz. prole *nudata* Malz. A pesar disso o meu exemplar parece-me mais uma anomalia do que a prole *nudata* Malz.

(2) HAUSSKNECHT, no lugar citado, apresenta duas figuras, IV e V, referidas à sua *Avena fatua* d. *transiens* distinguindo a legenda entre as duas como tendo glumelas tôdas glabras a primeira. Verifica-se desta forma que só o modo da articulação permitiu a HAUSSKNECHT aproximar uma da outra, e é êsse caracter que de facto êle toma como valioso para a definição taxonómica.

Porém, como já apontei em trabalhos anteriores, o cruzamento entre a *Avena fatua* L. var. *vilis* (Wallr.) e a *Avena sativa* L. var. *brachytrica* (Thell.) Tab. Mor., por exemplo, apenas deve distinguir-se do da *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray com a *Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Tab. Mor., ou seja a *Avena sativa* L. subvar. *subtransiens* Tab. Mor., além do comprimento dos pêlos do calo, pela glabricidade das glumelas. Há-de pois a referida figura IV de HAUSSKNECHT representar um dos tais híbridos entre variedades de glumelas gla-

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *sativa* (L.) Thell. var. *brachytrica* (Thell.) Malz. subvar. *pseudo-transiens* Thell., MALZEV, l. c. (1930) 339.

Exsiccata: Herb. normale, n.° 3387, leg. C. HAUSSKNECHT!

Distingue-se do tipo da var. β nos pêlos do anel do calo que teem menos de 3 mm., nas glumas mais curtas, até 25 mm., e nas glumelas, negras, até 15 mm.; pseudo-articulação basilar inclinada de 35-40°.

Est. III fig. 1 e 3-4; est. VI.

Não encontrámos em Portugal esta variedade.

2. Subsp. **prægravis** Krause, Abbild. Beschr. Heft 7 (1837) 7, t. 1, f. B, sec. MALZEV, l. c. (1930) 325.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *praegravis* (Krause) Malzev, l. c. (1930) 352, pro parte.

Culmis nodis glabris aut pubescentibus, spiculis crassis, glumis ad 30 mm. longis, glumella inferiore ovato-lanceolata ad 20 mm. longa, caryopside corticata subovali vel oblonga, incrassata, saepe dorso valde convexa, apice obtusiuscula c. 14-20 mm., 2-3 mm. lata, 2-3 mm. crassa.

α. var. **macrotricha** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua L. sensu amplo subsp. *praegravis*

---

bras da *Avena fatua* L. com outras idênticas da *Avena sativa* L., pelo que convém defini-lo como subvariedade independente.

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **brachytrica** (Thell.) Tab. Mor. subvar. **subcalosa** Tab. Mor., n. subvar.

Simillima Avenae sativae L. var. transienti (Haussk.) Tab. Mor. (1939, *non alio) callo precipue, sed differt glumellis totis glabris.*

Est. III fig. 2.

Typus: HAUSSKNECHT, in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) fig. IV.

(Krause) Malz. var. *macrotricha* Malzev, l. c. (1930) 354, t. 69 fig. 2.

Avena sativa L., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 62, est. III.

Colmos com nós glabros; glumelas tôdas glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. I fig. 3-4; est. XIV fig. 1, 3-6 e 8.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra.

Proximidades do Buçaco, n.° 3840 (glumas até 25 mm., glumelas até 17 mm.)! Souselas, n.^{os} 3836 (glumas até 27 mm., glumelas até 16 mm., 1-flora), 3837 (glumas até 25 mm., glumelas até 15 mm.), 3841 (glumas até 27 mm., glumelas até 16 mm.)! Algarve, n.° 313 (glumas até 22 mm., glumelas até 13 mm.)!

β. var. **major** Tab. Mor., n. comb.

Avena fatua$\times<$*sativa* Asch. et Graeb. var. β Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 69.

Espigüetas geralmente 3-espérmicas com glumas até 26 mm. e glumelas, negras, até 18 mm.; a glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pilosa, com pêlos curtos, moles e mais ou menos aplicados, as restantes glabras; anel de pêlos do calo com menos de 3 mm.; articulação mais oblíqua e mais fácil, deixando cicatriz mais perfeita, do que na var. *transiens* (Hausskn.) (1)

Est. II fig. 3-4; est. XIV fig. 7.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3457 [*typus*]!

(1) Corrija-se a diagnose dada em nota infrapaginal no Bol. Soc. Brot. XI (1936) p. 69 lendo «usque 18 mm. longis», em vez de «usque 26 mm. longis».

Na mesma página, linha 4, leia-se ainda «26 mm.» em vez de de «32 mm.» e na linha 5 também «18 mm.» em vez de «26 mm.».

γ. var. **leiantha** (Malz.) Tab. Mor., n. comb. *Avena fatua* L. sensu amplo subsp. *praegravis* (Krause) Malz. var. *leiantha* Malzev, l. c. (1930) 355, t. 68, t. 69 fig. 4-5.

Glumelas com o dorso e o calo inteiramente glabros.

Est. XIV fig. 2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3768 (glumas até 30 mm., glumelas até 20 mm., nós glabros)! Estarreja, n.° 3839 (glumas até 25 mm., glumelas até 16 mm., nós glabros)!

É na sistemática do conjunto de formas que aqui descrevemos subordinado à designação específica de *Avena sativa* L. que mais nos afastamos, e profundamente, do sistema de MALZEV. A idea orientadora dêste autor parece ter sido, como já expusemos, a admissão da realidade das séries homólogas, como êle as concebeu. Há no seu sistema um paralelismo geométrico que, por muito sedutor que se nos afigure, a natureza desmente. Assim, por exemplo, entre as *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray, ou a *Avena sterilis* L. var. *setosissima* Malz. e *Avena sativa* L. var. *subuniflora* (Trab.) Tab. Mor. a pubescência das glumelas nas duas primeiras e a glabricidade na última, diferem unitariamente, quere dizer, por um só factor ou gene. Desta maneira para filogenèticamente encadearmos a última em qualquer das outras não temos «necessidade» de admitir, relativamente à evolução dêste carácter, qualquer passagem por um grau intermédio. Da pubescência mais densa à glabricidade completa passa-se, ou passou-se, por mutação única, duma só vez. As pubescências de valor intermédio são o sinal da hibridação, não da evolução. Analisámos isto noutro sítio: Bol. Soc. Brot. XII (1937) p. 253-263.

Sabemos pois com certeza, que a pubescência rara,

ùnicamente na glumela inferior da 1.ª flor, é o resultado do cruzamento entre variedades de glumelas hirsutas e variedades de glumelas glabras, e deduzimos, como inteiramente plausível (Bol. Soc. Brot., XII, 1937, p. 262), que a combinação da organização da espigueta da *Avena sativa* com pubescência mais ou menos densa nas glumelas inferiores seja um segregado homozigótico do genótipo correspondente ao fenótipo do primeiro tipo. Daqui, em conclusão, a necessidade de taxonòmicamente distinguirmos entre fenótipos com pubescência apenas na glumela inferior da 1.ª flor e fenótipos com pubescência, embora rara, nas glumelas inferiores em mais da 1.ª flor, não só porque são de facto coisas morfològ̀icamente distintas, como porque genèticamente correspondem a potenciais realizadores diversos.

Há talvez ainda motivos para preguntar se o resultado do cruzamento entre a *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor., estabilizada (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 262), e a *Avena fatua* L. var. *pilosissima* S. F. Gray será fenotìpicamente semelhante ao segregado homozigótico para a pubescência das glumelas da *Avena sativa* L. var. *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor. comportando-se como heterozigótica. De facto dentro da hipótese que aventámos (Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 267-274) a relação quantitativa entre os genes para a pubescência e os genes para a glabricidade é diferente num e noutro caso, diferente podendo ou devendo ser também a sua expressão fenotípica. Mas neste ponto nada sabemos de positivo ainda, e assim, por agora ao menos, a variedade *pilosa* (Koeler) significa uma só coisa.

Também à var. *transiens* (Hausskn.) é conveniente juntar alguns esclarecimentos.

Foi esta forma descrita pelo seu autor na *Avena fatua* L., não só porque o aspecto geral da planta lembra de facto a *Avena fatua*, mas, certamente, e sôbre tudo, pela côr, um negro característico desta espécie. Ainda duma maneira semelhante a concebeu THELLUNG, l. c. (1928), colocando-a na *Avena fatua* L. sensu amplo subsp. *fatua*, até que MALZEV, l. c. (1930), e muito bem, a trouxe para a *Avena fatua* L. sensu amplo subsp. *sativa*, fazendo predominar sôbre o valor do caracter côr o da organização da espigueta. Ambos

os autores lhe atribuiram porém, e eu próprio com êles (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, p. 69), pêlos do calo compridos (mais de 3 mm.).

Ora podendo haver recentemente à mão o estudo de HAUSSKNECHT in Mitteil. Geogr. Ges. III (1884) p. 231 — Über die Abstammung des Saathabers, dum exame cuidadoso do assunto resultou a verificação de que não só o exemplar do próprio HAUSSKNECHT já por mim citado em 1936: Herb. normale n.º 3387 (Bol. Soc. Brot. XI, p. 68), como as próprias gravuras do autor apresentam o calo com anel de pêlos de 1,5-2 mm., sendo por conseqüência «*Brachytrich*» (THELLUNG, l. c., 1928, p. 423).

Com efeito avaliando a largura da cariopse na fig. V de HAUSSKENCHT, l. c., em 31 mm., e verificando que a mesma dimensão real no especímen de exsiccata, acima indicado, é de 2,5 mm., a ampliação da figura verifica-se ser de pouco mais de 12 vezes. E como a coroa representada nesta mostra pêlos de 18 mm., a dimensão real dêstes seria de 1,5 mm., braquítricos pois, sem dúvida, como os do próprio especímen do Herb. normale. Assim escreveu THELLUNG: «*pseudo-transiens* Thell., *nov. form. (hypothetica): differt a forma transiente pilis calli floris inferioris brevissimis, basin floris vix superantibus (nec 1/4 longitudinis glumellae attingentibus)*» FEDDE, Repertorium XIII (1913) p. 55. Para 15 mm. de comprimento da glumela inferior da primeira flor no exemplar citado do Herb. normale os pêlos do calo teem 1,5-2 mm., um ou outro pêlo maior aproximando-se de 3 mm.

Supomos a demonstração convincente e desta maneira esclarecido que THELLUNG propondo em 1913 a sua forma *pseudo-transiens* como grupo hipotético a procurar fêz sinonímia. O que faltava nessa data descrever e descobrir era realmente a forma macrótrica, a que pertence a nossa variedade *subtransiens* aqui descrita.

Relativamente à sistemática das subespécies é igualmente necessário fazermos a crítica das razões porque a modificámos.

A *nodipilosa* de MALZEV distingue-se das outras três pelos caracteres assinalados no quadro IV, e é apresentada

pelo seu autor como particularmente distinta devido à posse de nós sempre pubescentes (l. c., p. 291 e 299). Ora a comparação das nossas fotografias da est. XIII com as figuras de MALZEV da subespécie *nodipilosa* na sua tab. 43 mostra, sem sombra de dúvida, que a forma das cariopses dos nossos exemplares representados na referida estampa é perfeitamente idêntica à das cariopses da subespécie *nodipilosa*, semelhança que ainda mais avulta, se é possível, pela verificação das diferenças com as figuras referentes às outras subespécies: tab. 50 para a *macrantha*, tab. 56 para a *sativa*, tab. 69 para a *praegravis*. Possuem porém todos os nossos especímenes nós glabros e pelo tamanho, algumas, poucas (especímenes n.^{os} 3820, 3821, 3823, 3825), dessas cariopses envolucradas estariam dentro do cânon, em dimensões mínimas, da subespécie *macrantha*, onde, porém, todos os especímenes, excepto os n.^{os} 3832, 3824 e 417, se encontram pelas dimensões das glumas.

Pareceu-nos por isso mais razoável juntá-los numa só subespécie, visto haver especímenes que, se pela morfologia geral das suas espiguetas deviam pertencer à subespécie *nodipilosa*, lhe não pertencem pela falta de nós pubescentes, e se pelo tamanho das glumas deviam ainda ser levados para a subespécie *macrantha*, o tamanho das cariopses envolucradas os aproxima no entanto da subespécie *sativa*.

Mas por outro lado também o especímen n.º 3768, ainda que com morfologia, nas glumelas, da subespécie *praegravis*, apresenta dimensões de *macrantha*, e o n.º 3837, igualmente com glumelas de *praegravis*, possue nós levemente pubescentes.

Tudo considerado, e porque as variações de tamanho são contraditórias, é sem dúvida mais criteriosa a subdivisão da espécie *sativa* em duas subespécies caracterizadas apenas pela morfologia das cariopses envolucradas.

Avena byzantina Koch sensu amplo, TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 59, est. II fig. 7-10, est. VII fig. 23.

Avena sterilis L. subsp. *byzantina* (Koch) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 316, et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 430, ex parte + subsp. *pseudo-sativa* Thellung in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 430, ex parte.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *nodipubescens* Malz. + subsp. *byzantina* (Koch) Thell. + subsp. *pseudo-sativa* Thell., MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 376, 383, 394, pro parte.

Distingue-se da *Avena sativa* L. por:

a) pseudo-articulação da base da espigueta inclinada a ± 45°;
b) raquila entre a 1.ª e a 2.ª cariopses ficando prêsa, na tracção mecânica, à cariopse superior, pela falta duma pseudo-articulação na base da 2.ª cariopse;
c) as duas flores inferiores quási sempre aristadas, com aristas flexuosas e não negras inferiormente.

Como porém êste conjunto de caracteres se dissocia, às vezes, tal como acontece e expusemos para a *Avena sativa*, também aqui adoptamos, por motivos idênticos ao que formulámos a propósito daquela espécie, como condição última para a caracterização específica, a posse da maioria dos três caracteres indicados.

1. Subsp. **pseudo-sativa** (Thell.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena sterilis L. subsp. *byzantina* (Koch) Thell. forma *pseudo-sativa* Thellung in FEDDE, Repertorium XIII (1913) 53 et (*sterilis* subsp.) in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 433.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudo-sativa* Thell., MALZEV, l. c. (1930) 376, pro parte.

Planta com o hábito da *Avena sativa* L. e panícula patente ou subpatente, multiflora, de espiguetas geralmente 2-floras e glumelas de ± 20 mm.; cariopse nua, com 8-9 mm.

α. var. **transietissima** (Thell.) Tab. Mor., n. comb.

Avena Ludoviciana var. (?) *transietissima* Thellung in MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 378.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudo-sativa* Thell. var. *subsolida* Malz. subvar. *transietissima* Thell. ex Malzev, l. c. (1930) 378, t. 77 fig. 5.

Avena byzantina > × *sterilis* Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XI (1936) 70, excl. syn.

Glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pilosa no dorso, as restantes glabras; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. XV fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Chaves, n.º 1982! Coimbra (Gorgolão), n.º 3844!

β. var. **Thellungiana** (Malz.) em. Tab. Mor., n. comb.

Avena sterilis L. sensu amplo subsp. *pseudo-sativa* Thell. var. *Thellungiana* Malzev, l. c. (1930) 378, t. 77 fig. 6.

Glumas até 30 mm., glumelas tôdas glabras, a inferior de 17-20 mm.; pêlos do calo com mais de 3 mm.

Est. I fig. 1-2; est. XV fig. 3-13.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Estarreja, n.ºs 1311, 1394, 1395! Monte Redondo

(Bussaco), n.º 3846! Souselas, n.os 3845, 3847! Coimbra, n.º 3848! Estoi (Algarve), n.os 311 b, 311 c, 312! Faro, n.º 169!

MALZEV distribuïria pelas três subespécies indicadas acima as formas que aqui agregamos sob a designação única de *Avena byzantina* Koch subsp. *pseudo-sativa* (Thell.) em. Tab. Mor.; as razões que em nosso entender invalidam a subsp. *nodipubescens* são idênticas às que já foram apontadas anteriormente para as subsp. *trichophylla* e *setentrionalis*. Não as repetiremos.

A subsp. *pseudo-sativa* é definida e separada da subsp. *byzantina* por três caracteres nítidos: espiguetas bifloras, glumas com ± 25 mm. e glumela inferior da primeira flor com 20 mm. na primeira, contra: espiguetas 3-4-floras, glumas com ± 30 mm. e glumela inferior da primeira flor com 25 mm. na segunda. Ora os nossos especímenes, que perfeitamente condizem com o de THELLUNG mencionado e fotografado na primeira parte dêste estudo (Bol. Soc. Brot. XI, 1936, est. VII fig. 23) e na morfologia também com as figuras de MALZEV, l. c. (1930) tab. 77 fig. 5-6 pertencentes à subsp. *pseudo-sativa*, teem porém todos, com as espiguetas geralmente bifloras, glumas de ± 30 mm. e glumelas de 17-20 mm.

THELLUNG ao definir a sua *pseudo-sativa* em FEDDE, Repertorium XIII (1913) p. 53 salientou apenas, dos caracteres da espigueta, o tamanho das glumas: «*Spiculis minoribus (glumis ± 25 mm. longis) numerosioribus in paniculam patentem cum unilateralem dispositis; habitus inde fere A. sativae (diffusae)*».

Depois disto onde devíamos incluir os nossos especímenes: na subsp. *pseudo-sativa*, *sensu* de MALZEV, pelas espiguetas 2-floras e glumelas até 20 mm., ou na subsp. *byzantina* pelas glumas de ± 30 mm.?

É curioso salientar que MALZEV ao caracterizar as subespécies *pseudo-sativa* e *byzantina* apenas aponta, como faz noutros casos idênticos, para a primeira a sua afinidade com a subespécie *Ludoviciana*: «*Praecedenti subsp. Ludo-*

vicianae valde affinis, a qua differt praecipue floribus omnibus cum rachide non articulatis» (l. c., p. 376), e para a segunda com a subspécie *macrocarpa* (Moench) Briq., sem nenhuma referência à semelhança das duas entre si, ou destas à subespécie *nodipubescens*, sendo no entanto indubitàvelmente certo que as três entre si é que são bem semelhantes, e sendo igualmente certo que as diferenças com as duas referidas: *Ludoviciana* e *macrocarpa*, são sempre evidentes, constantes e fáceis de reconhecer. O facto creio que constitue a demonstração certa da preocupação do autor no estabelecimento do paralelismo geométrico entre grupos não só supostos filogenèticamente ligados: *nodipubescens* com *trichophylla*, *byzantina* com *macrocarpa*, *peudo-sativa* com *Ludoviciana* (consulte-se o quadro II), mas como havendo realizado mutações varietais semelhantes. Os nossos conhecimentos da genética do grupo contradizem, ou não confirmam, esta geometria.

No caso em discussão participando os especímenes portugueses dos caracteres das duas subespécies *byzantina* e *pseudo-sativa*, mas parecendo-nos no entanto bastante natural a sua aproximação num grupo convenientemente estabelecido, definimos a subespécie *pseudo-sativa* como ficou indicado acima, e à qual, desta maneira, ficam pertencendo todos os especímenes que consultámos.

Avena longiglumis Durieu in DUCHARTE, Rev. bot. I (1845) 359 (sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats, 1930, 237) et Expl. sc. Algérie II (1855) 110, t. 41 fig. 1; WILLKOMM et LANGE, Prodr. I (1861) 68; HACKEL, Catal. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 85; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 82 et Supl. Flora Portugal (1935) 17.

Avena hirsuta Moench raç. *longiglumis* (Dur.) Sampaio, Man. flora portuguesa (1910, cf. Bol. Soc. Brot., vol. XII, 2.ª série, 308) 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1913) 20.

Colmos erectos, solitários ou múltiplos, com nós gla-

bros ou glabrescentes e fôlhas igualmente glabras ou pubescentes; panícula unilateral ou subunilateral, frouxa, com espiguetas 2-3-floras e as flores tôdas aristadas e articuladas, de glumas subiguais com 40 mm., maiores do que as flores; ráquis piloso; glumelas inferiores de 25-35 mm. com o dorso molemente pubescente terminados por duas arístulas compridas não excedendo as glumas; calo comprido de 5 mm., assovelado, com cicatriz linear; cariopse com 10 mm. de comprimento.

Distribuïção geográfica: Região mediterrânica (sensu stricto).

a. subvar. **pubifolia** Malzev, l. c. (1930) 239, t. 6, t. 7.

Fôlhas com baínha e limbo pubescentes.
Est. III fig. 5-6; est. XII.
Floresce e frutifica: Abril a Maio.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Faro, E. BOURGEAU, Pl. d'Espagne et de Portugal, 1853, n.º 2065!

Avena clauda Durieu in DUCHARTE, Rev. Bot. I (1845) 360 excl. syn; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 230, t. 1-2; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81.

Exsiccata: Bulgaria, in collinis (!), ad Tekir, 16-VII-95, SKRIBRNY!

Distingue-se esta espécie da *Avena barbata* Pott ex Link subsp. *hirtula* (Lag.) em. Malz. var. *calva* Tab. Mor. pela posse de duas glumas desiguais, a inferior até 15 mm. de comprimento, a superior até 25 mm., e, geralmente, pelo maior número de flôres nas espiguetas 3-5-floras.

Est. XIX fig. 1-2.

Floresce e frutifica: Abril a Julho.

Distribuïção geográfica: África do Norte, Bálcanes, Ásia Menor, Mesopotâmia, Transcaucásia, até ao Turquestão.

Distribuïção em Portugal: ao sul do Tejo: Vendas Novas.

Não consegui descobrir qual a origem da menção desta espécie em Portugal tal como ela é feita em PEREIRA COUTINHO, l. c., que não viu a planta. Escrevi ainda àquele botânico poucos meses antes da sua morte pedindo-lhe informações a êste respeito, mas nenhuma indicação me pôde dar. A menção entre as espécies portuguesas aí fica porém, pois não é de estranhar que ela viva no nosso País.

Avena barbata Pott ex Link apud SCHRAEDER, Journ. Bot. II (1799) 314-315 et ex MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 268; BROTERO, Fl. lusit. I (1804) 108; G. SAMPAIO in Bol. Soc. Brot. VII (1931) 116.

Avena barbata Brot., WILLKOMM et LANGE, Prodr. I (1861) 68; HACKEL, Cat. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 84; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81 et Supl. Fl. Portugal (1935) 16.

Avena hirsuta Moench (ROTH, 1806); BOISSIER, Voyage bot. midi de l'Espagne II (1839-45) 657; G. SAMPAIO, Man. fl. portuguesa, 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1913) 20 ex parte [excl. raça *longiglumem* (Dur.) Samp.].

Avena strigosa Schreb. sensu amplo, THELLUNG in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich 56, III (1911) 330 et Fl. advent. Montpellier (1912) 113 et Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 434 ex parte [excl. var. *solidam* Hausskn., subsp. *strigosam* (Schreb.) Thell. et subsp. *abyssinicam* (Hochst.)]; MALZEV, l. c. (1930) 243 ex parte [excl. subsp. *strigosam* (Schreb.) Thell. et *abyssinicam* (Hochst.) Thell.].

Exsiccata (No Herb. Univ. Coimbra): H. M. WILKOMMI iter hispanicum n.° 695, 16 April 1845 [tipo de *Avena bar-*

bata Brot. α. *genuina* Willk. Baínha das fôlhas parcamente pubescente, limbo igualmente com pubescência rara e ciliado, espiguetas 2-floras com glumas 9-nérveas até 29 mm. e glumelas com arístulas de 2-3 mm. mas sem dentes apicais laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

H. M. WILKOMMI iter hispanicum n.° 118, 2 Junii 1844 [classificado por WILLKOMM como *Avena barbata* Brot. α. *genuina* Willk. Baínhas das fôlhas muito densamente pubescentes, limbo igualmente pubescente e ciliado, espiguetas 2-floras com glumas 8-nérveas até 29 mm. e glumelas com arístulas de 2 mm. mas sem dentes apicais laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

Flora Galliae et Germaniae exsiccata — 4^{e} Cent., n.° 81, 11 Avril 1939 [classificada por WILLKOMM como *Avena barbata* Brot. α. *genuina* Willk. Baínhas das fôlhas inferiores com pubescência muito curta e limbos glabros, espiguetas 2-floras com glumas 9-nérveas até 31 mm. e glumelas com arístulas de 3 mm. e dentes laterais, excedidas pelas glumas; calo ovóide]!

BOURGEAU, Pl. d'Espagne, 1852, n.° 1689 [tipo de *Avena barbata* Brot. β. *triflora* Willk. Baínhas das fôlhas muito densamente pubescentes, limbo igualmente pubescente e longamente ciliado, espiguetas pela maior parte 3-floras, com as flôres tôdas aristuladas e aristadas, com glumas 8-9-nérveas até 20 mm. e glumelas com arístulas até 3 mm. mas sem dentes apicais laterais, subigualadas pelas glumas; calo ovóide]!

Planta de colmos pouco firmes, mais delgados e menos robustos do que na *Avena fatua*, com os nós glabros; panícula unilateral, de espiguetas pendentes, por vezes piramidal antes da formação e desenvolvimento do fruto e então espiguetas também levantadas, 2-3-(4)-floras, com flôres tôdas articuladas e caducas na maturação, dispersando-se por isso fácil e separadamente; glumas de 15 a 30 mm., mais ou menos longamente acuminadas; glumelas inferiores também longamente cuspidadas, as da 1.ª e 2.ª flôres terminadas sempre por duas compridas arístulas de comprimento até 12 mm. e uma arista dorsal; a da 3.ª flôr igualmente aristada e aristulada, ou então mútica e sem arístulas; aristas finas, geniculadas, com columela torcida e mais ou menos anegrada; ráquis das espiguetas fino e pubescente, com pêlos longos e sedosos; articulações com calo bem distinto, e a cicatriz oblíqua, escavada, pequena, até 2 mm., sublinear, ovóide, subovóide, oblonga ou suborbicular. Cromosomas 2n = 14 ou 28.

Floresce e frutifica: Março a Setembro.

Ecologia: Entulhos, vinhas, margens dos caminhos, muros, etc.

Distribuïção em Portugal: Todo o País, ilha da Madeira e Açores.

1. Subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. + subsp. *Wiestii* (Steud.) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 330, 333 et Fl. advent. Montpellier (1912) 113 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 434 [excl. var. *solidam* Hausskn.]; MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 268, 276.

Glumelas com arístulas de 1-5 mm. (1), excedidas pelas glumas, e sem dentes lateralmente na base das arístulas; calo com cicatriz escavada, geralmente ovóide, subovóide ou oblonga, mais ou menos elíptica. Cromosomas: 2n = 28.

α. var. **typica** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. + subsp. *Wiestii* (Steud.) Thell. subvar. *deserticola* Malz. et subvar. *caspica* (Hausskn.) Malzev, l. c. (1930) 270, 277-278.

Glumelas inferiores pubescentes com pêlos densos longos e sedosos na 1.ª e 2.ª flores, ordinàriamente menos abundantes ou faltando inteira-

(1) Consideramos como arístula apenas o prolongamento da nervura além do término da aderência das membranas laterais. Cf. est. XX, fig. 1.

mente na 3.ª flor; calo com coroa de pêlos de 3-5 mm. (1).

a. subvar. **genuina** Willk. sensu stricto in WILLKOMM et LANGE, Prodromus (1861) 68.

Baínha e limbo das fôlhas glabros, espiguetas em cada panícula pela maior parte 2-floras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Oliveira do Conde, n.º 3936 (glumelas 7-8-nérveas, até 21 mm., glumelas levemente 2-denticuladas subigualando as glumas, calo ovóide)! Souselas, n.º 3423 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo subovóide)! Coimbra, n.º 3935 (glumas 7-nérveas até 25 mm., glumelas muito levemente 2-denticuladas, calo ovóide); Fl. lusit. exsic., n.º 18 (glumas 9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo sublinear); n.º 3934 (glumas 9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.º 3668 (glumas 7-nérveas, até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Buarcos, n.º 3933 (glumas 7-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Entre Lagos e S. Vicente, n.º 3480 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)!

---

(1) Na est. XVII apresentamos fotografias de três espiguetas dum espécimen (n.º 3849 in Herb. Univ. Coimbra) que consideramos desta variedade ainda que por vezes apresente caracteres que lhe dariam, dentro da *A. barbata*, uma individualidade idêntica à que as proles *nudata* Malz., *decorticata* Malz., *sinensis* (Fisch.) Malz. e *grandiuscula* Malzev, l. c. (1930) pp. 313, 303, 342, 356, tab. 51, tab. 44, teem dentro da *A. sativa* L., ou como a prole *nuda* (L.) Haussk. dentro da *A. strigosa* Schreb., Malzev., l. c., p. 266, tab. 26, tab. 27 fig. 6-8.

É que o facto de a mesma panícula apresentar ao lado de espiguetas normais, fig. 3, outras intermédias em variado grau entre as duas representadas nas fig. 4-5, me faz supor tratar-se de um fenómeno teratológico.

b. subvar. **hirsuta** (Moench) Tab. Mor., n. comb.

Avena hirsuta Moench, Meth. Suppl. (1802) 64; ROTH, Catal. bot. III (1806) 19.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. subvar. *genuina* Asch. et Graeb. (1899), MALZEV, l. c. (1930) 272, t. 30, t. 31 fig. 1.

Baínha e limbo das fôlhas mais ou menos pubescentes; espiguetas em cada panícula pela maior parte 2-floras.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.° 3952 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Bragança, n.° 3951 (glumas 7-8-nérveas até 28 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Tondela, n.° 3950 (glumas 7-9-nérveas até 20 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide)! Almeida, n.° 3949 (glumas 9-10-nérveas até ± 30 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Fornos de Algodres, n.° 3948 (glumas 9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas com arístulas de ± 2 mm., calo ovóide)! Gouveia, n.° 3947 (glumas 8-9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas com arístulas de ± 3 mm., calo ovóide)! Bussaco, n.° 3946 (glumas 9-nérveas até 27 mm., glumelas 2-denticuladas (?) com arístulas de ± 6 mm., calo oblongo-linear)! Penacova, Ribeira da Barqueira, n.° 3859 (glumas 7-8-nérveas até 18 mm., glumelas denticuladas, calo ovóide)! Coimbra, n.° 3945 (glumas 8-9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide (?)); Fl. lusit. exsic., n.° 17 (glumas 9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.° 3944 (glumas 8-10-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Buarcos, n.° 3943 (glumas 9-10-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo linear (?))! Arred. de Montejunto, n.° 3942 (glumas 9-nérveas até 24 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)! Vale de Alcântara, n.°

3941 (glumas 7-8-nérveas até 29 mm., glumelas levemente 2-denticuladas, calo ovóide)! Cezimbra, n.º 3940 (glumas 9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Montargil, n.º 3939 (glumas 8-9-nérveas até 26 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Algarve, V.ª N.ª de Portimão, n.º 3938 (glumas 7-8-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Algarve, entre Salir e Benafim, n.º 3937 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Ilhas Berlengas e Farilhões, DAVEAU, n.º 110 (glumas 8-9-nérveas até 28 mm., glumelas 2-denticuladas com arístulas até 8 mm. subexcedendo as glumas, calo ovóide)!

c. subvar. **triflora** Willk. in WILLKOMM et LANGE, l. c. (1861) 68, excl. syn. *Avenam barbatam* β *minorem* Lange.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *typica* Malz. subvar. *triflora* Trab., MALZEV, l. c. (1930) 271, t. 28, t. 29, pro parte.

Baínha e limbo das fôlhas mais ou menos pubescentes; espiguetas, em cada panícula, pela maior parte 3-floras.

Est. I fig. 5; est. XVI fig. 5.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Viseu, n.º 3953 (flor sup. mútica e não aristulada, glumas 9-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Taboaço, n.º 3954 (glumas 7-8-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo oblongo)! Souselas, n.º 3428 (glumas 9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide); n.º 3426 (espiguetas com a última flor aristada mas não aristulada, glumas 7-9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas (?), calo ovóide)! Penacova, n.º 3858 (glumas 7-8-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, última flor mútica mas aristada e com glumelas glabras)!

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.º 3979 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas não denticuladas, calo sub-linear com a 3.ª flor glabra, aristada, mas não aristulada)! Coimbra, n.º 3955 (glumas 9-nérveas até 27 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)! Lisboa, Fl. lusit. exsic., n.º 30 a (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas nìtidamente não denticuladas, calo ovóide)!

d. subvar. **glabritriflora** Tab. Mor., n. subvar.

Foliis et vaginis glabris; spiculis plerumque trifloris.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.º 3667(4-5-floras com a última flor mútica e não aristulada, glumas 7-nérveas até 27 mm., glumelas 2-denticuladas, calo ovóide); n.º 3932 (3.ª flor aristada mas sem arístulas, glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas com arístulas de 1-3 mm., calo ovóide)! Faro, n.º 3956 (2-3-floras, glumas 7-9-nérveas até 28 mm., glumelas não denticuladas, calo ovóide)!

β. var. **subtypica** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *barbata* (Pott) Thell. var. *subtypica* Malzev, l. c. (1930) 275, t. 31 fig. 2-4.

Avena barbata Brot. f. *glabra* Cavara in Bull. Orto bot. Univ. Napoli IX (1928) 43 sec. PAMPANINI, Prod. Fl. Cirenaica (1931) 108.

Difere da variedade α pelas glumelas inteiramente glabras no dorso; baínha e limbo das fôlhas pubescentes; espiguetas 2-floras.

Est. VII fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.^{os} 3924, 3925, 3926, 3927 (glumas 7-8-nérveas de 21-23 mm., glumelas 2-denticuladas)!

b. subvar. **triflorisubtypica** Tab. Mor., n. subvar.

Differt a typo varietatis spiculis trifloris. Est. VII fig. 3-4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.° 3923 [*typus*] (3.ª flor aristada mas não aristulada, glumas 6-7-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas)!

2. Subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena hirtula Lagasca, Gen. et Sp. nov. (1816) sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 247.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *hirtula* (Lag.) Malzev, l. c. (1930) 247, excl. syn. *Avenam barbatam* α *genuinam* Willk.

Exsiccata: A. KNEUCKER: Gramineae exsiccata. XVII. Lieferung 1905, n.° 498 *pro Avena barbata* Brot.!

Distingue-se da subsp. *barbata* (Pott ex Link) Tab. Mor. pelas arístulas das glumelas maiores até 12 mm., excedendo as glumas, (pela existência de um dentículo apical na base das arístulas?) e ainda pelo calo com cicatriz escavada geralmente oblongo-linear, às vezes ovada ou subovada, e, sobretudo, pelos cromosomas: 2n = 14.

α. var. **Malzevii** Tab. Mor., n. varietas

Glumellis inferioribus certe primorum duorum florum dorso valde pilosis, callo pilis elongatis c. 3-5 mm. longis munito, cicatrice praecipue oblongo-lineari.

Differt a subsp. barbata (Pott ex Link) Thell. *var. typica* (Malz.) *tantum subspeciei characteribus.*

a. subvar. **trifloriaristulata** Tab. Mor., n. subvar.

Culmis ad 80 cm. altis, foliis vaginisque inferioribus pubescentibus, spicalis trifloris, glumis ad 25 mm., aristulis glumellarum ad 10 mm. longis, callo cicatrice oblongo-lineari.

Est. I fig. 6; est. XVI fig. 6.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Viseu, n.º 3963 (glumas 7-nérveas até 18 mm., glumelas 1-denticuladas, calo sublinear)! Guarda, n.º 3961 (glumas 8-9-nérveas até 24 mm., glumelas mal denticuladas, calo linear)! Coimbra, n.ºs 3081, 3091, 3486, 3487 (altura até 80 cm., colmos geniculados, glumas 7-nérveas até 25 mm., glumelas denticuladas, calo linear, cromosomas 2n = 14, segundo exame microscópico)! Montemor, n.º 3960 (glumas 8-9-nérveas até 24 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Figueira da Foz, n.º 3959 (glumas 8-nérveas até 20 mm. glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Cazevel, n.º 3958 (glumas 7-nérveas até 24 mm., glumelas 2-denticuladas com arístulas até 8 mm., calo linear)!

b. subvar. **pseudo-strigosa** (Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. subvar. *pseudo-strigosa* Malzev, l. c. (1930) 251, t. 13, t. 14 fig. 3.

Baínha e limbo das fôlhas pubescentes; espiguetas 2-floras com glumas de ± 25 mm. e glumelas com arístulas de 5-8 mm.

Est. XVI fig. 4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Valadares, A. R. DA CUNHA n.° 409 (glumas 8-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo sublinear)! Chaves, Serra do Brunheiro, n.° 5965 (glumas 7-8-nérveas até 21 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Vila Real, n.° 3964 (glumas 8-9-nérveas até 23 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)! Coimbra, n.° 3962 (glumas 7-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo-linear)! Ponte da Mucela, n.° 3961 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)! Faro, n.° 3957 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas não denticuladas, calo excepcionalmente comprido e linear)!

c. subvar. **lusitanica** Tab. Mor., n. subvar.

Differt a subvarietate praecedenti foliis vaginisque totis glabris.

Est. XVI fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Coimbra, n.° 3481 (glumas 7-nérveas até 20 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo oblongo-linear); n.° 3969 (glumas 7-nérveas até 21 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo ovóide); n.° 3968 (glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas 1-2-denticuladas, calo ovóide)! Entre Barreiro e Lavradio, n.° 3967 (glumas 9-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo-linear)! Portalegre, Fl. lusit. (Soc. Brot. 1.° ano) n.° 30 (glumas 7-nérveas até 22 mm., glumelas 2-denticuladas, calo oblongo)! Faro, n.° 3966 (glumas 7-9-nérveas até 25 mm., glumelas não denticuladas, calo linear)!

d. subvar. **subaristulata** Tab. Mor., n. subvar.

Differt a subvar. trifloriaristulata Tab. Mor. *spiculis bifloris, aristulis quoque longioribus.*

Est. XVI fig. 3; est. XX fig. 1.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Pinhal de Vale do Zebro, Barreiro, n.º 3980 [*typus*] (glumas 9-10-nérveas até 23 mm., glumelas 2-denticuladas, calo linear)!

e. subvar. **minor** (Lange) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. subvar. *minor* (Lange) Malzev, l. c. (1930) 249, t. 10, t. 14 fig. 1, excl. syn. *Avenam barbatam* β *trifloram* Willk.

Planta cespitosa com fôlhas tôdas mais ou menos pubescentes e espiguetas mais pequenas, geralmente 3-floras, com glumas de ± 15 (20) mm. e arístulas de 5-6 mm.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.º 3430!

β. var. **subcalva** Tab. Mor., n. varietas

Differt a varietate precedenti glumella inferiore primi floris subpilosa interdum tantum ad insertionem aristae, interdum quoque glumella inferiore secundi floris subpilosa praecipue ad insertionem aristae, callo pillis brevibus c. 1-2 mm. longis cicatrice ovata exarato.

Est. IV fig. 3-4; est. IX fig. 1-4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Penacova, Ribeira da Barqueira, n.^{os} 3981 [*typus*] 3982, 3986!

γ. var. **calva** Tab. Mor., n. varietas

Differt a varietatibus precedentibus α *et* β *glumellis inferioribus glabris et callo pilis minoribus 3 mm.*

Est. IV fig. 5-6; est. VIII fig. 1-4.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Souselas, n.° 3422! Poiares, Abraveia, n.^{os} 3929 e 3930 [*typus*] (cicatriz do calo nìtidamente linear, glumelas denticuladas).

3. Subsp. **Vaviloviana** Malz.) Tab. Mor., n. comb.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Vaviloviana* Malzev, l. c. (1930) 278.

Avena Vaviloviana Hubbard in HILL, Flora Trop. Africa X, 1 (1937) 118.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Wiestii* (Steud.) Thell. var. *pseudo-abyssinica* Thell. + var. *glabra* (Hausskn.) + var. *intercedens* Thell. + subsp. *abyssinica* (Hochst) Thell. var. *pilosiuscula* Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 334, 336 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV^{A} (1928) 435-436.

Glumas subdesiguais com 20-25 mm.; glumelas com arístulas até 1 mm. excedidas pelas glumas (e um dentículo apical de cada lado na base das arístulas?);

calo curto, obtuso, com cicatriz escavada, subovada, por vezes, suborbicular. Cromosomas 2n = 28.

α. var. **pilosiuscula** (Thell.) Tab. Mor., n. comb.
Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *abyssinica* (Hochst.) Thell. var. *pilosiuscula* Thellung, l. c. (1911) 336 et (var. vel f.) in l. c. (1928) 336.
Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *Vaviloviana* Malz. var. *pilosiuscula* (Thell.) Malzev, l. c. (1930) 281, t. 34, t. 36 fig. 4-6.

Glumelas inferiores com pêlos compridos, moles, e muito raros no dorso; calo com coroa de pêlos de 1-2 mm. e cicatriz suborbicular.
Est. X.

Especímenes:
He b. Univ. Lisboa
Santarém, Mouchão da Praia, n.º 28!

MALZEV tendo colocado em sinonímia da sua subespécie *hirtula* (Lag.) a nomenclatura de WILLKOMM referente às subdivisões da espécie *Avena barbata* Brot. (α *genuina* Willk., β *triflora* Willk.) adoptou para as subdivisões da sua subespécie *barbata* a de TRABUT (*triflora* Trab.) e ASCHERSON e GRAEBNER (*genuina* Asch. et Graebn.).

É porém arbitrário êste procedimento como vamos mostrar, com a documentação do próprio Herbário de WILLKOMM.

Existem aí, sob a designação de *Avena barbata*, vários especímenes classificados pelo mesmo WILLKOMM como α *genuina* Willk. uns, como β *triflora* um outro. Dos primeiros, três teem data anterior à da publicação do Prodromus, 1861, bem como o da β *triflora*. Todos êsses quatro vão mencionados e descritos na *exsiccata* acima. Dentre êles o de BOURGEAU, n.º 1689, e o de WILLKOMM, iter hisp. n.º 695, teem fixado um pedaço de cartolina com várias espiguetas

desarticuladas o que permite melhor observação dos caracteres, e aí mesmo a classificação manuscrita de WILLKOMM. Particularmente no que se refere à côr dos pêlos das glumelas os dizeres de WILLKOMM em Prodromus, p. 68: «*paleae pili albi demum flavescentes*» para a *genuina* e «*paleae pili densum brunnei*» para a *triflora*, são evidentemente a tradução do observado nas tais espiguetas. Cremos pois não ser desrazoável tomar êsses dois especímenes como os tipos das suas subdivisões da *Avena barbata*.

E nestas condições a conveniente análise dêsses tipos, bem como afinal a de todos os outros especímenes com igual classificação no seu Herbário, não autorisa a tomá-los como pertencentes à subespécie *hirtula* no sentido de MALZEV. Faltam-lhe todos os caracteres que os deviam distinguir das subespécies co-específicas: calo não oblongo-linear, mas nìtidamente ovóide, ausência de dentes apicais nas glumelas, arístulas curtas excedidas pelas glumas (cf. quadro V). Por estas razões revalidamos as designações de WILLKOMM, levemente modificadas na sua concepção, que de resto êle próprio, WILLKOMM, não pôde manter, pois classificou em 1873 (Herb. balear., n. 214) como α *genuina* Willk. uma «*forma humilis angustifolia depauperata*» com espiguetas 2-floras e glumas de 14-19 mm., à qual cabe, sem dúvida, bem melhor a designação de LANGE: *Avena barbata* Brot. β. *minor* (Pugillus, 1860-65, p. 39: «*panicula secunda, spiculis duplo minoribus, pilis paleae inferioris atrofuscis*»), e que em todo o caso está manifestamente em contradição com o Prodromus no tamanho e côr dos pêlos adstritos à α *genuina* Willk. Só o número de flores o determinou com certeza.

Isto é, enquanto WILLKOMM distinguiu «ultima ratio» pelo número de flores, LANGE distinguiu, em extremos idênticos, pelo tamanho das espiguetas, e como êstes dois caracteres não serão homocromosómicos, dissociando-se, os dois autores não se podem reduzir um ao outro. Segundo o testemunho de MALZEV (l. c., p. 272) WILLKOMM descreveu na Linnaea XL (1876) p. 10, a *Avena barbata* var. *humilis* cujo tipo é sem dúvida êste especímen como se reconhece

confrontando-o com a diagnose transcrita em MALZEV, particularmente nas dimensões aí indicadas.

No que podemos assentar é que o grau de pubescência é caracter constante, (na linhagem, bem entendido); que o número de flores por espigueta é caracter particularmente estatístico e, parece, bastante lábil com o meio; que os exemplares de espiguetas muito pequenas são, provàvelmente, ecófenos (dentro duma certa medida) pois numa experimentação, única, por mim realizada com sementes de especímen possuindo glumas até 15 mm., obtive espiguetas com glumas até 24 mm.

A côr dos pêlos é difícil de avaliar embora hereditária por que só em condições de perfeita e completa maturação se pode observar e comparar, e por isso só o seu estudo controlado, em exemplares convenientes, nos poderá dar a certeza da qualidade.

Relativamente à nomenclatura da subsp. *hirtula* (Lag.) Malz. e à sua concepção objectiva também o caso não é simples. Já vimos como aí se repercutiu o critério adoptado para a subsp. *barbata*, embora o reflexo seja sobretudo na sinonímia. Mas há lugar para preguntar agora se de facto existe na *Avena barbata* Pott ex Link um conjunto de formas individualizado, quere dizer, definido e limitado pelos caracteres diferenciais apontados no autor russo:

a) calo oblongo-linear
b) arístulas até 12 mm.
c) um dente apical nas glumelas inferiores
d) posse de 14 cromosomas somáticos.

Pela totalidade do conjunto respondemos categòricamente: não há.

Justifica porém qualquer dêles, por si só, ou em conjunção com a maioria, a delimitação dum grupo da ordem da subespécie? Cremos que também não, excepto o último, o mesmo sendo que afirmar que só são valiosos os primeiros na medida em que puderem traduzir, na morfologia externa, a existência dêsse último. Qualquer dêles o traduz? Não sei responder. Eu pude encontrar a *Avena hirtula* confirmada cariològicamente (especímen n.º 3487

guiando-me pelo tamanho das arístulas e seu prolongamento além das glumas, mas não posso afirmar que haja relação constante, conhecimento e certeza que só se obteriam pelo exame de algumas dezenas de casos.

Se não possuo pois razões para afirmar, não as possuo também para negar a totalidade e em absoluto. E assim mantenho, embora com reservas, a individualidade taxonómica do grupo, que teòricamente tem elevado interesse, quer pela sua natureza diplóide dentro de uma espécie tetraplóide, quer, e sobretudo, pela natureza das suas relações com as subespécies diplóides da *Avena strigosa* Schreb.

Devo porém levantar as minhas dúvidas à própria essência expressiva do caracter referente aos dentes apicais das glumelas sôbre que o autor russo, principalmente e em última instância, assenta a distinção entre as subespécies: *barbata* (Pott) Thell. (sem dentes), *hirtula* (Lag.) (com 1 dente) e *Wiestii* (Steud.) Thell. (com 2 dentes). Observe-se a nossa microfotografia na est. XX fig. 1, e repare-se que sendo a arístula o prolongamento da nervura da glumela só é bem definida além do ponto em que terminam as marginações membranosas que a flanqueiam externamente numa extensão maior ou menor. Ora os dentes em referência seriam (?) apenas o resultado do *rasgamento* dessa membrana e da separação da nervura, num determinado momento da maturação ou do crescimento, apresentando-se o fenómeno como um acidente e não verdadeiramente constitucional, dada a sua ocorrência ou não ocorrência até dentro da mesma espigueta, como pode reconhecer-se na referida microfotografia.

Pelo que diz respeito à nomenclatura adoptada afigura-se-nos a deliberação igualmente arbitrária.

Onde reconheceu MALZEV que a *Avena hirtula* Lagasca possue os caracteres com que descreve a sua subsp. *hirtula* (Lag.)? A diagnose original que transcrevemos do próprio MALZEV, diz textualmente: «*Avena hirtula: panicula subsecunda: glumis bifloris: calicibus hirsutis triaristatis, aristis duabus terminalibus setaceis. Hab. locis ruderatis, incultis, ad agrorum versuras et juxta vias Matriti, Orcelis, Cadibus, alibique. Fl. primo vere. — Gramen. Aven.*

strigosae Linn. (sic !) facie». É, como se vê, uma descrição anódina que em nada distingue da subsp. *barbata* (Pott) Thell.

Não se menciona o especímen tipo o que nos assegura que não foi visto pelo autor russo; mas WILLKOMM diz-nos no Prodromus que viu o especímen original no Herbário de Madrid o qual pertenceria à sua *Avena barbata Brot.* α *genuina* Willk.

Mostrámos porém já que os seus próprios especímenes classificados como β *genuina* Willk. não possuem os caracteres adstritos à subespécie *hirtula* (Lag.) Malz., caracteres que, além disso, nenhum dos autores clássicos houve em conta para os ter observado e no-los haver transmitido, excepto ASCHERSON et GRAEBNER, Syn. mitteleur. Fl. II. 1 (1899) p. 242, que refere o caracter diferencial de glumas 7-9-nérveas na *Avena hirtula.* Foi o autor russo à proximação da *Avena hirtula* Lag. através de WILLKOMM? Mas como chegou até WILLKOMM? Pela literatura não nos é possível obter qualquer noção sôbre a identidade entre a subespécie *hirtula* (Lag.) *sensu Malzevii* e a *Avena hirtula* Lag. Como a obteve MALZEV?

A pezar de tudo e pelas razões expostas entendemos dever manter aquela subespécie; e para não atafulharmos de mais nomes esta larguíssima nomenclatura das aveias, julgámos poder arrumar o caso considerando a diagnose de LAGASCA emendada por MALZEV.

Descreveu também o autor russo a variedade *subtypica* Malz., de glumelas glabras, que colocou na subespécie *barbata* (Pott) Thell. após exame dum único exemplar, pelo que a considerou raríssima, não tendo visto nenhuma forma com pubescência rara que fôsse nesta espécie o que são, na *Avena fatua* L. a var. *intermedia* (Lest.) Lej. et Court., ou, na *Avena sterilis* L. a var. *brevipila* Malz.

Ora das minhas herborizações posso concluir no entanto que, tendo encontrado com relativa abundância as formas de glumelas glabras sempre que as procurei em lugares convenientes, a sua ocorrência deve ser normal dentro da área comum da *Avena barbata* Pott ex Link subsp.

hirtula (Lag. em. Malz.) Tab. Mor., pelo menos, e a *Avena strigosa* Schreb., pois que, semelhantemente à *Avena sterilis* L. var. *calvescens* Trab. et Thell., elas representam sem dúvida um segregado homozigótico dos híbridos da *Avena barbata* Pott ex Link subsp. *hirtula* (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. com qualquer das variedades de glumelas glabras da *Avena strigosa* Schreb. E assim sendo, devíamos também admitir, por razões de ordem genética (só os híbridos da *Avena barbata* subsp. *hirtula* com a *Avena strigosa* serão diplóides equilibrados) que tôdas as formas, como regra, com organização de *Avena barbata*, mas glumelas glabras, pertenceriam à subsp. *hirtula* (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. Não temos a experimentação que nos oriente e só por essa razão atribuímos umas à subsp. *barbata*, outras à subsp. *hirtula*, em harmonia com as diagnoses diferenciais que estabelecemos para cada uma daquelas subespécies.

Ás formas de pubescência intermédia, subvariedades *subcalva* e *subtypica*, cabe, em parte, o que expusemos para as formas glabras, isto é, que a sua ocorrência deve ser normal na área sobreposta das *Avena barbata* Pott ex Link e *Avena strigosa* Schreb., tendo-as eu de facto encontrado em condições idênticas à das variedades glabras. Segundo é permitido supor serão elas o fenótipo dos mestiços resultantes das hibridações das variedades da *Avena barbata* Pott ex Link: *calva* Tab. Mor. e *typica* (Malz.) Tab. Mor., com qualquer das duas: *Malzevii* Tab. Mor. e *subtypica* (Malz.) Tab. Mor.

Da subespécie *Wiestii* (Steud.) Thell. pouco temos a dizer. Apenas dois caracteres morfológicos são apontados em MALZEV para a distinguir das subespécies *barbata* (Pott) Thell. e *hirtula* (Lag.) Malz.:

a) cicatriz do calo subovada
b) posse de dois dentes apicais nas glumelas.

Ora de duas uma: ou qualquer dêstes caracteres é valioso e a subespécie *Wiestii* é comum em Portugal, contra o suposto, ou não tem valor e trata-se então, pura e simplesmente, da subespécie *barbata*. Já dissemos o que pensamos dos dentes apicais; da cicatriz não encontro

possibilidade de distinguir entrè o subovado da *Wiestii* e o oblongo da *barbata*. Em Portugal predomina o indicado na est. I fig. 5, que eu denominei «ovóide», sem correlação porém com a presença de dentes apicais nas glumelas.

Avena strigos Schreber, Spicil. fl. Lips. (1771) 52 sec. MALZEV, Wild and cultivated Oats (1930) 243; THELLUNG in Wierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich. LVI (1911) 330 et Fl. adv. Montpellier (1912) 113 et in Recueil trav. bot. néerlandais XXV[A] (1928) 434 [sensu str., excl. subsp. *Wiestium* (Steud.) Thell. et subsp. *barbatam* (Pott) Thell. sed non var. *solidam* Hausskn.]; MALZEV, l. c. (1930) 243 [sensu str., excl. subsp. *barbatam* (Pott) Thell., *hirtulam* (Lag.) Malz., *Wiestium* (Steud.) Thell. et *Vavilovianam* Malz. varietates vel formae *pseudo-abyssinicam* Thell., *pilosiusculam* Thell., *intercedem* Thell., *glabram* Hausskn.]; HACKEL, Cat. rais. gram. Portugal (1880) 19; J. HENRIQUES, Gramineas (1905) 82, excl. syn.; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81; G. SAMPAIO, Man. fl. portuguesa, 56 et Lista das espécies representadas no Herb. Português (1930) 20 et in Bol. Soc. Brot. VII (1931) 116; TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 237.

Colmos finos e longos, erectos, glabros, bem como, geralmente, as fôlhas; panícula de forma variada, contraída ou aberta, mais ou menos patente, piramidal ou unilateral; espiguetas gráceis, com glumas de iguais a subdesiguais (*sensu* de MALZEV, l. c.), de 10-30 mm., com 1-2 (3) cariopses não articuladas e glumelas inferiores aristuladas (cf. entretanto subsp. *brevis*, e subsp. *Mandoniana*) e aristadas, raras vezes múticas; ráquis glabro, por vezes mais ou menos pubescente.

Floresce e frutifica: Março a Setembro.

Ecologia: Cultivada ou subespontânea.

Distribuïção em Portugal: Todo o país ibérico, ilha da Madeira, Açores e Angola.

l. Subsp. **strigosa** (Schreb.) Thellung, l. c. (1911) 301, 331, l. c. (1912) 113 et l. c. (1928) 434, incl. subsp. *barbatam* (Pott) Thell. var. vel f. *solidam* Hausskn.; MALZEV, l. c. (1930) 252, excl. subvar. *subbrevem* Malz. et *unifloram* (Parl.) Malz.; auct. lusit. cit. in specie omnibus.

Glumas de 15-25 (29) mm., glumelas longamente cuspidadas de 14-20 mm. terminadas por arístulas de 4-7 (8) mm. [excepto a var. *elatior* (Roem. et Schult.) que possue arístulas de 2-3 mm.] e com aristas de 15-35 mm., geniculadas, de columelas direitas, torcidas e anegradas. Cromosomas: 2n = 14.

α. var. **subpilosa** Malzev, l. c. (1930) 257, t. 16, t. 23 fig. 1; TABORDA DE MORAIS, Bol. Soc. Brot. XII (1937) 238.

Panícula aberta, glumelas de 25 mm. com pêlos raros mas compridos no dorso, sobretudo junto à inserção da arista.

Est. XVIII fig. 1-2.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra.

Castro Laboreiro, n.° 1119! Alijó, Cheires, n.° 3974! Serra do Caramulo, n.° 3971! Coja, n.° 3434! Coimbra, n.^{os} 3970, 3972, 3973!

Herb. Univ. Lisboa

Évora, n.° 13, cultivada e subespontânea!

b. subvar. **orcadensis** (Marq.) Thell., TABORDA DE MORAIS in l. c. (1937) 238.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. vel f. *orcadensis* (Marq.) Thellung in l. c. (1928) 435; (subvar.) MALZEV, l. c. (1930) 257.

Difere do tipo da variedade na panícula subcontraída, espiguetas menores, glumela inferior de 15-20 mm., tôda a planta quási sempre muito pruinosa, com colmos baixos, geniculado-ascendentes. n. v.

Especímenes:

Herb. Inst. Bot. Aplicada Leninegrado

Lisboa, 2-VIII-1927, n.º 1101, VAVILOV (sec. MALZEV, l. c., 258).

β. var. **glabrescens** (Marq.) Thell., TABORDA DE MORAIS in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 239.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. vel f. *glabrescens* (Marq.) Thellung in l. c. (1928) 435; (var.) MALZEV, l. c. (1930) 258, t. 23 fig. 2, [excl. subvar. *subbrevem* Malz. et *unifloram* (Parl.) Malz.].

Panícula mais ou menos aberta; glumelas tôdas glabras, ráquis curtamente pubescente na base da 1.ª e 2.ª flores, ou apenas na base da 2.ª, ou todo glabro.

I. forma **albida** (Marq.) Taborda de Morais, in l. c. (1937) 239.

Avena strigosa Schreb. subsp. *glabrescens* Marq. var. *albida* Marquand in Rep. Welsh. Pl. Breed. Sta. Ser. C n.º 2 (1922) 7.

Glumelas claras.

Est. XVII fig. 3-4

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.º 3461! Paredes de Coura, Insalde, n.º 3975! Gerez, n.º 3991!

Herb. Univ. Lisboa

Caminha, n.º 14! Moledo, n.º 15! Évora, n.º 16, cult. e subespontânea! Entre Reguengos e o Guadiana: Casinha e Cotovia, n.º 17!

Herb. Univ. Pôrto

Odemira, n.º 5!

II. forma **cambrica** (Marq.) Taborda de Morais in l. c. (1937) 239.

Avena strigosa Schreb. subsp. *glabrescens* Marq. var. *cambrica* Marquand, l. c. (1922) 7.

Glumelas anegradas.

Est. XVIII fig. 5-6.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

N.º 3460!

Herb. Univ. Pôrto

Odemira, n.º 6!

b. subvar. **unilateralis** Malz., l. c. (1930) 260, t. 17; TABORDA DE MORAIS in l. c. (1937) 239.

Panícula unilateral ou subunilateral.

Especímenes:

A procurar em Portugal.

c. subvar. **unispermica** Taborda de Morais in l. c. (1937) 239.

Avena strigosa Schreb. β *sesquialtera* Hackel, Catal. rais. gram. Portugal (1880) 19 non Brotero, Fl. lusit. (1804) 106.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *sesquialtera* (Brot.) Hack., MALZEV, l. c. (1930 260, t. 18, t. 23 fig. 3.

Espiguetas com uma só cariopse, com excepção quási sempre das primeiras de cada panícula que são 2-espérmicas.

I. forma **nigella** Tab. Mor., n. nomen.

Avena strigosa Schreb. forma *nigra* Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 240, non MARQUAND, var. *nigra*, in Rep. Welsh. Pl. Breed. Sta. Ser. C. n.° 2 (1922) 7.

Glumelas anegradas com linhas mais claras dispostas longitudinalmente.

Est. XVIII fig. 7-8.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Monte Redondo, n.° 3452! Barcoiço, n.° 3451! Coimbra, Vila Franca, n.° 3446! Pinhal do Urso, n.° 3449! Apeadeiro do Carriço, n.° 602!

Herb. Univ. Lisboa

Vila Nova da Cerveira, Ínsua de Buega, n.° 18! Gondarém, margem do rio Minho, n.° 19! Alentejo, pr. Reguengos: Barrocal, n.° 20!

Herb. Univ. Pôrto

Odemira, 4-905, G. SAMPAIO!

II. forma **lucida** Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 240.

Glumelas claras.
Est. XVIII fig. 9-12.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Monte Redondo (Bussaco), n.° 3453! Barcoiço, n.° 3447! Souselas, n.^{os} 3437, 3992 (raquila basilar glabra), 3993 (raquila pubescente)! Coimbra, n.° 3976! Quiaios, n.° 3445! Pinhal do Urso, n.° 3448! Loulé, Willkommi iter hispanicum, 1846 (1)!

Herb. Univ. Pôrto

Vila do Conde, n.° 2! Póvoa de Varzim, n.° 7! Pôrto, Agramonte, n.^{os} 3 e 4!

d. subvar. **elatior** (Roem. et Schult.) Malz., TABORDA DE MORAIS in l. c. (1937) 240.

Danthonia strigosa β *elatior* Roemer et Schultes, Syst. veg. II (1817) 891, sec. MALZEV, l. c. (1930) 260.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subvar. *elatior* (Roem. et Schult.) Malzev, l. c. (1930) 260, t. 19, t. 23 fig. 4.

Difere do tipo da variedade pelas espiguetas menores, 2-floras, glumelas inferiores de 15-20 mm. com arístulas de 2-3 mm. Planta freqüentemente mais elevada com panícula subunilateral. n. v.

Especímenes:

Herb. Inst. Bot. Aplicada Leninegrado

Lisboa, 2-VII-1927, n.° 1103, VAVILOV (sec. MALZEV, l. c., 261).

(1) Êste exemplar do Herb. de WILLKOMM existente no Inst. Bot. de Coimbra serviu para em WILLKOMM et LANGE, Prodromus I (1861) p. 71, dar a *Avena nuda* L. como «Cult. et subspont. in Lusitan.» e, em parte, para menção idêntica em PEREIRA COUTINHO, Fl. Portugal (1913) p. 81.

γ. var. **nuda** (L.) Haussknecht in B. V. Thür. N. F. VI (1894) 43, 45 sec. MALZEV, l. c. (1930) 266.

Avena nuda Linneu, Diss. Dem. pl. (1753) 3 et Amoen. acad. III (1756) 401 et Sp. pl., ed. 2, I (1762) 118; BROTERO, Fl. lusit. I (1804) 107; HACKEL, Cat. rais. gram. Portugal (1880) 19; P. COUTINHO, Fl. Portugal (1913) 81.

Avena strigosa Schreb. s. amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. prole *nuda* (L.) Hausskn., MALZEV, l. c. (1930) 266, t. 26, t. 27 fig. 6-8.

Exsiccata: HOHENACKER eur. Cer. 45!

Distingue-se de tôdas as variedades anteriores pelas espiguetas 3-4-floras, com flores mais espassadas devido ao alongamento excepcional das raquilas, e pelas glumelas bífidas, subaristuladas.

Est. XX fig. 2

Não observei especímenes portugueses.

2. Subsp. **agraria** (Brot.) sec. Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 240, pl. I.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *subbrevis* Malz. et subvar. *uniflora* (Parl.) Malz., l. c. (1930) 261-262.

Panícula mais ou menos aberta ou contraída, piramidal, com glumas de 14-18 mm. quási iguais, glumelas cuspidadas de 10-14 mm. terminadas por arístulas de 1-3 mm. e com aristas de 10-20 mm. subgeniculadas, flexuosas, com columela curta, mal definida e pouco ou nada torcida, geralmente anegrada e inserida muito próximo da fenda apical da glumela e de tal forma que na maturação, ampliada essa fenda pelo rasgamento devido à turgescência do grão, a arista parece mesmo sair da base da fenda. Cromosomas: $2n = 14$.

α. var. **agrarisubpilosa** Tab. Mor., n. varietas

Glumella inferiore dorso sparse pilosa
Est. XX fig. 3

Especímenes:
Herb. Univ. Lisboa
Valença, Ínsua Grande, n.° 21 [*typus*]! Castelo Branco, n.° 22!

β. var. **totiglabra** Tab. Mor., n. varietas

Glumellis totis glabris.

a. subvar. **subbrevis** (Malz.) Taborda de Morais in Bol. Soc. Brot. XII (1937) 241, pl. I fig. 4, 5 e 10.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. var. *glabrescens* (Marq.) Thell. subvar. *subbrevis* Malz., l. c. (1930) 261, t. 20, t. 23 fig. 5.

Avena agraria Brotero, Fl. lusit. I (1804) 105, sensu stricto.

Espiguetas, pela maior parte, com duas cariopses.

I. forma **obscura** Taborda de Morais, l. c. (1937) 241.

Glumelas anegradas com linhas mais claras dispostas longitudinalmente.
Est. XVIII fig. 13-14.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra

Miranda do Corvo, n.º 3438! Coimbra, n.º 3439, 3458! Setúbal, n.º 3976!

Herb. Univ. Pôrto

GONÇALO SAMPAIO, 773-H!

II. forma **albula** Taborda de Morais in l. c. (1937) 241.

Glumelas claras.
Est. XVIII fig. 15-16.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Caminha, Camarido, Herb. Lusit., A. R. DA CUNHA n.º 412! Argoselo (Trás-os-Montes), n.º 3977 (1)! Coimbra, Pinhal de Marrocos, n.os 3484, 3459!

Herb. Univ. Lisboa

Costa da Caparica, n.º 23!

b. subvar. **sesquialtera** (Brot.) sec. Taborda de Morais in l. c. (1937) 241, pl. I fig. 1-3, 6-8, non HACKEL, Catal. rais. gram. Portugal (1880) 19 nec MALZEV, l. c. (1930) 260.

Avena uniflora Parl., Pl. nov. (1842) 84, sec. MALZEV, l. c. (1930) 262 et in WEBB et BERTHELOT, Phytogr. Canar. Sect. III (1836-50) 401, t. 248.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subvar. *unitlora* (Parl.) Malzev, l. c. (1930) 262, t. 21, t. 23 fig. 6.

(1) No meu estudo publicado no Bol. Soc. Brot. XII, 1937, p. 230 aventei que a *Avena brevis* mencionada pelo Prof. PEREIRA COUTINHO não era a de Roth mas sim a *Avena strigosa* Schreb. subsp. *agraria* (Brot.) sec. Tab. Mor. Tendo podido agora observar êste especímen, proveniente dos mesmos local e colector daqueles que serviram ao referido Professor para afirmar a existência em Portugal da espécie, e que no Herbário de Coimbra igualmente figurava com a designação de *Avena brevis*, mais sólida se me afigura a minha suposição.

Espiguetas pela maior parte com uma só cariopse.

I. forma **nigrescens** (Vasc.) ex Taborda de Morais in l. c. (1937) 242.

Glumelas anegradas com linhas longitudinais mais claras.
Est. XVIII fig. 17-18.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Estarreja n.^{os} 1390-II, 1390-III, 1390-IV, 1390-V, 1393-II! Monte de Lôbo, n.° 3485! Coimbra, Vila Franca, n.^{os} 3440, 3442, 3443, 3444!

II. forma **albobrevis** (Vasc.) ex Taborda de Morais in l. c. (1937) 242.

Glumelas claras.
Est. XVIII fig. 19-20.

Especímenes:
Herb. Univ. Coimbra
Estarreja n.^{os} 1390-I, 1391, 1392, 1393-I! Penacova, n.° 3978! Lagos, Sr.^{a} da Piedade, n.° 3479!
Herb. Univ. Lisboa
Valença, Beira da Urgueira, n.° 24! Viana do Castelo, Cabedelo, n.° 25! Albergaria (Valadares), margem do rio Minho, n.° 26! Costa da Caparica, n.° 27!

3. Subsp. **brevis** (Roth) Husnot, Gram. II (1897) 38, t. XIII fig. 1-3; TABORDA DE MORAIS in l. c. (1937) 243, fig. 5 e 6.

Avena brevis Roth, Bot. Abh. Beob. (1787) 42 sec. MALZEV, l. c. (1930) 263.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. prole *brevis* (Roth) Thellung in Vierteljahrsschr. Naturf. Ges. Zürich LVI (1911) 302, 332; MALZEV, l. c. (1930) 263.

Glumas excedendo as flores, com até 14 mm. de comprimento, subiguais; glumelas múticas ou com muito pequenas arístulas de 1-2 mm., curtamente cuspidadas, até 9 mm. de comprimento e aristas geniculadas com columela direita torcida e negra.

α. var. **trichophora** (Malz.) Taborda de Morais in l. c. (1937) 244.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. prole *brevis* (Roth) Thell. var. *trichophora* Malz., l. c. (1930) 264, t. 27 fig. 1.

Glumelas inferiores com o dorso pubescente.

Especímenes:

Citado um do Prof. LINGERI em MALZEV, l. c. (1930).

β. var. **glabrata** (Malz.) Taborda de Morais in l. c. (1937) 244.

Avena strigosa Schreb. sensu amplo subsp. *strigosa* (Schreb.) Thell. prole *brevis* (Roth) Thell. var. *glabrata* Malzev, l. c. (1930) 265, t. 24, t. 27 fig. 4.

Glumelas inferiores totalmente glabras.

Nota — Dissemos já [Bol. Soc. Brot. XII (1937) p. 230 e fig. 1] que encontrámos apenas um exemplar duvidoso (Herb. Univ. Lisboa: Torres Vedras,

Julho 1879, DAVEAU!) do qual fizemos a figura indicada, que poderá ser incluído aqui, no tipo da var. *glabrata*.

b. subvar. **turgida** Vav. in MALZEV, l. c. (1930) 365, t. 25, t. 27 fig. 5; TABORDA DE MORAIS, in l. c. (1937) 244.

Difere do tipo da variedade pelas espiguetas ordinàriamente 1-floras com a glumela inferior ventricosíssima e a superior breve, e pela cariopse revestida muito túrgida, com 10 mm. de comprimento por 3 de largura e 3 de espessura. n. v.

Especímenes:

Herb. Inst. Bot. Aplicada Leninegrado

Viseu, 6-VII-927, n.° 1099. VAVILOV (sec. MALZEV, l. c.).

4. Subsp. **Mandoniana** (Coss. et Bal.) Taborda de Morais in l. c. (1937) 245, pl. II fig. 2-4 e 8.

Espiguetas geralmente 1-floras; glumas iguais ou subiguais até 12 mm., excedendo grandemente as flores; glumelas inferiores até 8 mm., curtamente acuminadas, com vestígios de arístulas apicais, e aristas flexuosas.

Especímenes:

Herb. Univ. Coimbra

Pl. Maderenses, n.° 271, MANDON!

b. subvar. **açoreana** Taborda de Morais in l. c. (1937) 245, pl. II fig. 1 e 5-7.

Espiguetas de glumelas obtusas e aristas com columela direita, negra e torcida.
Est. XVIII fig. 21-24.

Especimenes:
Herb. Univ. Coimbra
Arred. da cidade da Covilhã, n.º 3857!
Ilha de S. Miguel, Lagoa, n.º 1003, CARREIRO!

Os estudos de genética das Aveias começaram-se do fim para o princípio: quere dizer, devendo ter-se iniciado nas espécies diplóides de quatorze cromosomas para se terminarem nas hexaplóides de quarenta e dois cromosomas, pois só com o conhecimento das primeiras se podem interpretar convenientemente os resultados obtidos nas últimas, fizeram-se em larga medida nas hexaplóides, sem que pouco ou nada se saiba ainda das diplóides. O facto tem a sua explicação em que havendo sido sobretudo os americanos os autores dêsses estudos os executaram naturalmente nas espécies que mais ao seu alcance se apresentavam, que eram, simultâneamente, as que a sua agricultura utiliza, e sôbre as quais realizaram também admiráveis trabalhos de selecção e criação de novas variedades culturais.

O que é facto porém é que sob o ponto de vista da sistemática houvemos de nos orientar aqui, nas *Avena barbata* e *Avena strigosa*, por analogias com o que ocorre nas *Avena sterilis* e *Avena fatua* que primeiro tratámos, precisamente por êsse motivo.

Assim pois, com estas razões, e porque estudámos já noutro lugar (Bol. Soc. Brot., 1937, vol. XII, pp. 235-250) aspectos, que aqui caberia discutir, nada mais acrescentaremos.

CONCLUSÃO

Julgamos conveniente concertar a final, em duas páginas, razões, intuitos e deduções que, por um lado, esclareçam e justifiquem o sistema taxonómico proposto, e por outro assinalem, sintèticamente, o que produziram de útil, sob o ponto de vista geral, as pesadas e não curtas horas de observações e meditação que condicionaram e tornaram possível êste estudo.

Em primeiro lugar e como ponto de vista mais importante assinalaremos a convicção que alguns anos de culturas com várias linhagens de aveias nos trouxeram do predomínio da anfimixia como principal causa originária da multiplicidade de formas que as Aveias apresentam, e que não resultam, pela maior parte, senão de novas recombinações de genes através da hibridação, o mágico factor que potencializa em elevado grau as possibilidades das mutações, não só pelos novos arranjos, como, e nas Aveias em menor grau, pelo aparecimento de caracteres novos, resultantes do condomínio de alelos.

Por outro lado o valor evolutivo, se assim conviermos em nos exprimir, dêste processo apresenta-se-nos em grau elevado se acrescentarmos que os fenótipos se estabilizam, parece que normalmente, para se comportarem dali para o futuro como «novas formas», mais ou menos estáveis na lúdica actividade criadora da Natureza; pois também, e sobretudo, êste facto é das melhores contribuïções dos meus estudos para o conhecimento da conduta hereditária das Aveias e a compreensão dêsse misterioso e obsidiante problema das Fatuóides e Esterilóides.

Se os factos, que a experimentação confirma em muitos casos, são êstes, o sistema taxonómico há de ser tal que os ponha em evidência, e onde as «formas híbridas», entrarão em pé de igualdade, digamos assim, com as «não híbridas», por muito que êste procedimento possa importunar conceitos assentes de taxonomistas de antanho, para quem os híbridos, porque são híbridos, perdem logo o principal ou todo o interesse, como se êles não valessem, principalmente quando se estabilizam, como verdadeiras entidades novas no mundo dos sêres.

Assim pois as linhas horizontais do nosso sistema correspondem a genes iguais ou idênticos (manifestação de mutações), ou a combinações idênticas e dominância ou condomínio dos alelos (sinal da hibridação) repetindo-se através das subespécies ou das espécies; as linhas verticais representam a permanência, através dos grupos infra-subespecíficos, dos genes ou caracteres que precisamente serviram para definir as subespécies.

O criterio que nos orientou na «escolha» dos caracteres para êstes dois efeitos foi ou a sua maior capacidade de modelação sensível, ou mais eficazes possibilidades de isolamento sexual, e por conseqüência melhores condições de «diferenciação» futura.

Claro que só se pode usar esta linguagem e lançar êstes fundamentos por se tratar dum grupo, a secção dum género, bastante conhecida genética e culturalmente.

Com as subvariedades e formas, já o dissemos, pretendemos principalmente mostrar as relações de interdependência dos diversos factores ou genes de, geralmente (houve que subordinar-nos um pouco ao que já estava taxonòmicamente feito), menor poder modelador, não utilizados para a definição dos outros grupos de mais elevada categoria taxonómica.

Estas são pois as razões e os intuitos do nosso sistema, radical e fundamentalmente diferentes dos do autor russo, cuja obra florística sôbre as aveias reduzi a um quadro de disposição semelhante ao do meu para melhor confronto e crítica.

Se agora compararmos as formas encontradas através

do mundo com as que eu próprio pude observar em Portugal (e devo acrescentar entre parêntesis que não realizei uma investigação intensa e extensa através do País, pois mais não fiz do que estudar profundamente o que duma pequena área me chegou às mãos) verificaremos, também, que há em Portugal quási tudo!

É essa realmente uma das conseqüências do cruzamento aliado à cultura, e a razão porque não podemos, em tal conjuntura, tirar conclusões da ordem geográfica para a da definição taxonómica.

Se assim não fôra, Portugal, ou a Península, seriam o centro criador e vicariante da florística das aveias, pois quási tôdas as áreas aqui se sobrepõem.

Não o acreditamos pelo que expusemos, e contestamos o que neste sentido concluiu MALZEV.

*

* *

Devo os meus melhores agradecimentos pela gentileza com que me facultaram a consulta dos herbários que dirigem aos Ex.^{mos} Snrs. Dr. Rui Teles Palhinha e Dr. Américo Pires de Lima, respectivamente directores dos Institutos Botânicos das Universidades de Lisboa e Pôrto, e também, pela liberalidade com que me permitiu o uso demorado da obra de Malzev, tantas vezes citada neste estudo, a qual, por se encontrar esgotada, me não foi possível obter a-prsar-das diligéncias repetidas neste sentido, ao Ex.^{mo} Snr. Eng.-agr. António Perez Durão, chefe do serviço de ensaio de sementes no Ministério da Agricultura.

CONSPECTO DA SECÇÃO

A. SUBSECÇÃO **ARISTULATAE** MALZ.

Glumelas inferiores quási sempre biaristuladas no ápice, pelo menos as das flores basilares em cada espigueta. Cromosomas 2n = 14 ou 28.

a. SÉRIE *INAEQUALIGLUMIS* MALZ.

Glumas muito desiguais, a inferior metade menor. Calo alongado, com 3 mm. de comprimento, linear. Cromosomas 2n = 14.

ESPÉCIES

1. **A. clauda** Dur.
   Tôdas as flores articuladas.

2. **A. pilosa** M. B.
   Com uma só articulação na base da espigueta.

b. SÉRIE *STIPITATAE* MALZ.

Glumas subiguais ou subdesiguais. Calo muito comprido, com 5-10 mm., assovelado. Cromosomas 2n = 14.

ESPÉCIES

3. **A. longiglumis** Dur.
   Tôdas as flores articuladas.

4. **A. ventricosa** Balansa *sensu amplo*
Com uma só articulação na base da espigueta.

c. SÉRIE *EUBARBATAE* MALZ.

Glumas subiguais ou subdesiguais. Calo curto ou oblongo, com 2 mm. de comprimento, obtuso ou obtusiúsculo, *ou sem verdadeiro calo.* Cromosomas 2n = 14 ou 28.

ESPÉCIES

5. **A. barbata** Pott *ex* Link
Tôdas as flores articuladas. Cromosomas 2n = 14 ou 28.

6. **A. strigosa** Schreb.
Sem quaisquer verdadeiras articulações. Cromosomas 2n = 14.

B. SUBSECÇÃO **DENTICULATAE** MALZ.

Glumelas inferiores dentadas no ápice, não aristuladas. Cromosomas 2n = 42.

ESPÉCIES

7. **A. fatua** L.
Tôdas as flores articuladas.

8. **A. sterilis** L.
Com uma só articulação na base da espigueta.

9. **A. sativa** L.
Sem quaisquer verdadeiras articulações, mas, geralmente, uma pseudo-articulação na base da 2.ª flor.

10. **A. byzantina** Koch
Sem quaisquer verdadeiras articulações.

CHAVES DICOTÓMICAS PARA AS FORMAS ATRÁS DESCRITAS

As letras maiúsculas conduzem por dicotomia à determinação das espécies; dentro de cada uma das espécies as letras gregas conduzem às subespécies; dentro de cada uma destas as letras minúsculas, ou os sinais, conduzem aos grupos inferiores ordenados em seqüência hierárquica.

A Glumelas não aristuladas, geralmente dentadas no ápice e, quási sempre (cf. no entanto *Avena fatua* subvar. *minima*), glumas com mais de 15 mm. de comprimento *B*.

B Flores articuladas (tôdas, ou só a da base) e por isso caducas *C*.

C Só a flor inferior articulada e por isso caduca por inteiro tôda a espigueta ..... **Avena sterilis**

Δ Espiguetas 2-6-floras com glumas de 30--50 mm. ..... subsp. **macrocarpa**

a Glumelas inferiores de, pelo menos, as duas primeiras flores com o dorso pubescente e pêlos do calo com mais de 3 mm. ..... var. **setosissima**

♀ Glumelas inferiores acuminado-assoveladas *b*.

b Nós do cólmo e baínhas das fôlhas pubescentes ..... subvar. **trichosubulata**

bb Nós e baínhas glabros ..... subvar. **subulata**

bbb Nós pubescentes e baínhas glabras ..... subvar. **subulatisetigera**

♀ ♀ Glumelas não acuminado-assoveladas *c*.

c Glumas de 30-35 mm., columela glabra ..... subvar. **glabrisetigera**
∧ Glumelas acinzentadas ..... forma **fusca**
∧∧ Glumelas negras..... forma **nigrescens**
cc Glumas de 35-50 mm., columela pubescente *d.*
d Nós do côlmo e baínhas das fôlhas pubescentes ..... subvar. **hirsutimaxima**
dd Nós e baínhas glabros ..... subvar. **maxima**
ddd Nós pubescentes e baínhas glabras ..... subvar. **trichomaxima**

aa Glumelas inferiores glabras no dorso e pêlos do calo com mais de 3 mm. ..... var. **calvescens**

Δ Δ Espiguetas 2-floras com glumas até ± 25 mm. .. subsp. × **Ludoviciana**

b Glumelas inferiores em ambas as flores com o dorso pubescente ..... var. **typica**
♀ Glumelas acuminado-assoveladas ..... subvar. **subulifera**
♀ ♀ Glumelas não acuminado-assoveladas *c.*
c Glumas de ± 20 mm. ..... subvar. **scabrimicrantha**
cc Glumas de ± 25 mm. *d.*
d Nós do côlmo pubescentes, baínhas das fôlhas glabras ..... subvar. **nodipilosiuscula**
dd Nós do côlmo glabros, baínhas das fôlhas pubescentes ..... subvar. **psilathera**

bb Só a glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pubescente no dorso, ou também, às vezes, raros pêlos na da 2.ª flor ..... var. **subpubescens**

CC Flores tôdas articuladas e por isso fàcilmente caducas separadamente ..... **Avena fatua**

Glumela inferior lanceolada; cariopse revestida fusiforme, com até 2 mm. de espessura .. subsp. **fatua**

a Pêlos do calo com mais de 3 mm. *b.*

b Glumelas inferiores de, pelo menos, as duas primeiras flores com o dorso pubescente .... var. **pilosissima**

♀ Glumas de 16-20 mm. ..... subvar. **parva**

♀♀ Glumas de 20-30 mm. *c.*

c Colmos com nós glabros ..... subvar. **scabrida**

∧ Glumelas claras ..... forma **albescens**

∧∧ Glumelas anegradas ..... forma **nigrescens**

cc Colmos com nós pubescentes *d.*

d Espiguetas 2-floras .... subvar. **biflora**

Glumelas acinzentadas ..... forma **cinerascens**

dd Espiguetas 3-floras, pela maior parte ..... subvar. **valdepilosa**

bb Glumelas inferiores com o dorso glabro .... var. **glabrata**

aa Pêlos do calo com menos de 3 mm. e glumela inferior de cada flor com o dorso esparsamente pubescente ..... var. **intermedia**

Glumas até 15 mm. ..... subvar. **minima**

BB Flores não articuladas, não caducas, só se separando por tracção *D*.

D Raquila entre a 1.ª e 2.ª flores aderente à 1.ª flor na pseudo-desarticulação mecânica; pseudo-articulação da base da espigueta, geralmente inclinada de 25°-30°, às vezes de 35°-40° e 45° ..... **Avena sativa**

θ Cariopses revestidas agudas ou longamente atenuadas e acuminadas, com a glumela inferior lanceolada ..... subsp. **sativa**

a Pêlos do calo com mais de 3 mm. *b*.

b Glumelas inferiores com o dorso mais ou menos densamente pubescente ..... var. **pilosa**

Colmos com nós pilosos ..... subvar. **pilifera**

bb Só a glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pubescente *c*.

c Articulação basilar inclinada de 35°-40° *d*.

d Glumas de 25-30 mm. ..... var. **subpilosa**

♀ Glumelas claras ..... forma **pallida**
♀♀ Glumelas acinzentadas ..... forma **cinerea**
♀♀♀ Glumelas negras ..... forma **subpilifera**

dd Glumas até 25 mm. ..... subvar. **subtransiens**
ddd Glumas de 30-35 mm. ..... subvar. **gigantea**

cc Articulação basilar inclinada de ± 45° ..... subvar. **heteroclita**

bbb Glumelas inferiores tôdas glabras ..... var. **subuniflora**

aa Pêlos do calo com menos de 3 mm. ..... var. **transiens**

00 Cariopses revestidas obtusas, subovais ou oblongas, com a glumela inferior ovado-lanceolada ..... subsp. **praegravis**

f Glumelas com pêlos no calo *g*.

g Pêlos do calo com mais de 3 mm. e glumelas inferiores tôdas glabras ..... var. **macrotricha**

gg Pêlos do calo com menos de 3 mm. e glumela inferior da 1.ª flor com o dorso esparsamente pubescente ..... var. **major**

ff Glumelas glabras no dorso e calo sem pêlos ..... var. **leiantha**

DD Raquila entre a 1.ª e a 2.ª flores aderente à 2.ª flor por fractura; pseudo-articulação da base da espigueta, geralmente, inclinada de ± 45° ..... **Avena byzantina**

Espiguetas 2-floras e glumelas de ± 20 mm... subsp. **pseudo-sativa**

a Glumela inferior da 1.ª flor esparsamente pilosa no dorso ..... var. **transietissima**

aa Glumelas tôdas glabras no dorso ..... var. **Thellungiana**

AA Glumelas inferiores de cada flor 2-aristuladas no ápice, com ou sem dentes externamente na base das arístulas, ou, se glumelas não aristuladas, glumas com menos de 15 mm. (inclua entretanto *Avena strigosa* var. *nuda*) *E.*

E Glumas desiguais, a inferior quási metade menor ... **Avena clauda**

EE Glumas iguais ou subiguais *F.*

F Calo muito comprido, de 5-10 mm., assovelado; flores tôdas articuladas e por isso fàcilmente caducas separadamente ..... **Avena longiglumis**

Baínha e limbo das fôlhas pubescentes ..... var. **pubifolia**

FF Calo curto, de ± 2 mm., obtuso; flores tôdas articuladas, ou flores não articuladas *G.*

G Flores tôdas articuladas e por isso fàcilmente caducas separadamente ..... **Avena barbata**

Λ Espiguetas com as arístulas das glumelas de mais de 1 mm., não excedendo as glumas e cicatriz do calo mais ou menos alongada; cromosomas 2 n = 28..... subsp. **barbata**

a Glumelas inferiores de, pelo menos, as 1.ª e 2.ª flores com o dorso densamente pubescente.... var. **typica**

♀ Espiguetas pela maior parte 2-floras *b*.

b Baínhas e limbos das fôlhas glabros..... subvar. **genuina**

bb Baínhas e limbos das fôlhas mais ou menos pubescentes ..... subvar. **hirsuta**

♀♀ Espiguetas pela maior parte 3-floras *c*.

c Baínhas e limbos das fôlhas pubescentes ..... subvar. **triflora**

cc Baínhas e limbos das fôlhas glabros..... subvar. **glabritriflora**

aa Glumelas inferiores inteiramente glabras no dorso *d*.

d Espiguetas pela maior parte 2-floras ... var. **subtypica**

dd Espiguetas pela maior parte 3-floras ..... subvar. **triflorisubtypica**

Λ Λ Espiguetas com as arístulas das glumelas de mais de 5-6 mm., subigualando ou excedendo as glumas, e cicatriz do calo mais ou menos alongada; cromosomas 2 n = 14 ..... subsp. **hirtula**

e Glumelas inferiores de, pelo menos, as 1.ª e 2.ª flores com o dorso densamente pubescente .... var. **Malzevii**

♀ Glumas grandes, de mais de 20 mm. *f*.
f Baínhas e limbos das fôlhas pubescentes *g*.
g Espiguetas pela maior parte 3-floras ..... subvar. **trifloriaristulata**
gg Espiguetas pela maior parte 2-floras *h* .....
h Arístulas de 5-8 mm. ..... subvar. **pseudo-strigosa**
hh Arístulas de mais de 10 mm ..... subvar. **subaristulata**
ff Baínhas e limbos das fôlhas glabros ..... subvar. **lusitanica**
♀♀ Glumas pequenas, de ± 15 (20) mm. ..... subvar. **minor**
ee Glumela inferior da 1.ª flor com o dorso esparsamente pubescente, às vezes também com raros pêlos no dorso da 2.ª flor, mas êste geralmente glabro ..... var. **subcalva**
eee Glumelas inferiores tôdas glabras ..... var. **calva**

ΛΛΛ Espiguetas com as arístulas das glumelas até 1 mm. e cicatriz do calo suborbicular ..... subsp. **Vaviloviana**

Glumelas inferiores pubescentes ..... var. **pilosiuscula**

GG Flores não articuladas e por isso não caducas **Avena strigosa**

Φ Glumelas longamente cuspidadas, com arístulas de 4-7 (8) mm. (2-3 mm. na variedade *elatior*) ..... subsp. **strigosa**

a Espiguetas com as cariopses revestidas, excedidas pelas glumas *b*.

b Glumelas com pêlos raros mas compridos no dorso, principalmente junto à inserção da arista ..... var. **subpilosa**

Panícula subcontraída; espiguetas menores, com glumela inferior de 15-20 mm. ..... subvar. **orcadensis**

bb Glumelas inteiramente glabras no dorso *c*.

c Glumelas inferiores de mais de 20 mm., com arístulas de mais de 3 mm. *d*.

d Espiguetas pela maior parte 2-espérmicas *e*.

e Panícula mais ou menos aberta ..... var. **glabrescens**

♀ Glumelas claras ..... forma **albida**

♀♀ Glumelas anegradas ..... forma **cambrica**

ee Panícula unilateral ou sub-unilateral ..... subvar. **unilateralis**

dd Espiguetas pela maior parte 1-espérmicas ..... subvar. **unispermica**

∧ Glumelas anegradas ..... forma **nigella**

∧∧ Glumelas claras ..... forma **lucida**

cc Glumelas inferiores de 15-20 mm., com arístulas de 2-3 mm. ..... subvar. **elatior**

aa Espiguetas com as cariopses revestidas largamente exclusas das glumas ..... var. **nuda**

ΦΦ Glumelas menos longamente cuspidadas de que na subsp. *strigosa* e com arístulas de 1-3 mm. .... subsp. **agraria**

e Glumelas com pêlos raros mas compridos no dorso, principalmente junto à inserção da arista ..... var. **agrarisubpilosa**

ee Glumelas inteiramente glabras no dorso ..... var. **totiglabra**

♀ Espiguetas pela maior parte 2-espérmicas ..... subvar. **subbrevis**

∧ Glumelas anegradas ..... forma **obscura**

∧∧ Glumelas claras ..... forma **albula**

☿☿ Espiguetas pela maior parte 1-espérmicas ..... subvar. **sesquialtera**

∧ Glumelas anegradas ..... forma **nigrescens**

∧∧ Glumelas claras ..... forma **albobrevis**

ΦΦΦ Glumelas ligeiramente cuspidadas, com arístulas de menos de 2 mm. ou sem arístulas .... subsp. **brevis**

f Glumelas inferiores com o dorso pubescente ..... var. **trichophora**

ff Glumelas inferiores inteiramente glabras no dorso .. var. **glabrata**

Espiguetas 1-espérmicas, muito ventricosas ..... subvar. **turgida**

ΦΦΦΦ Glumelas truncadas ou muito ligeiramente acuminadas, com arístas flexuosas e leves vestígios de arístulas um pouco abaixo do ápice ..... subsp. **Mandoniana**

Glumelas mais truncadas, com aristas de columela direita, negra e torcida..... subvar. **açoreana**

ESTAMPAS

Fotografias executadas pelo autor, à luz natural, utilizando câmara *Leica* equipada com objectiva de 5 cm. de foco.

ESTAMPA I

Ampliações × 8

Avena byzantina Koch s. amplo subsp. **pseudo-sativa** (Thell.) em. Tab. Mor. var. **Thellungiana** (Malz.) em. Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Observe-se a maneira como se fracturou a raquila que ligava a 1.ª à 2.ª cariopse, a inclinação do plano da articulação, os longos pêlos do calo.

Fotografias do especímen n.º 311 b. (Cf. est. XV fig. 3-13).

Avena sativa L. subsp. **praegravis** Krause var. **macrotricha** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 3 e 4 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Observe-se a raquila interfloral completa pelo funcionamento da pseudo-articulação na base da 2.ª cariopse, a inclinação do plano de articulação e a ausência de pêlos no calo.

Fotografias do especímen n.º 3841. (Cf. est. XIV fig. 1, 3 a 5 e 8).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor. var. **typica** (Malz.) Tab. Mor. subvar. **triflora** Willk.

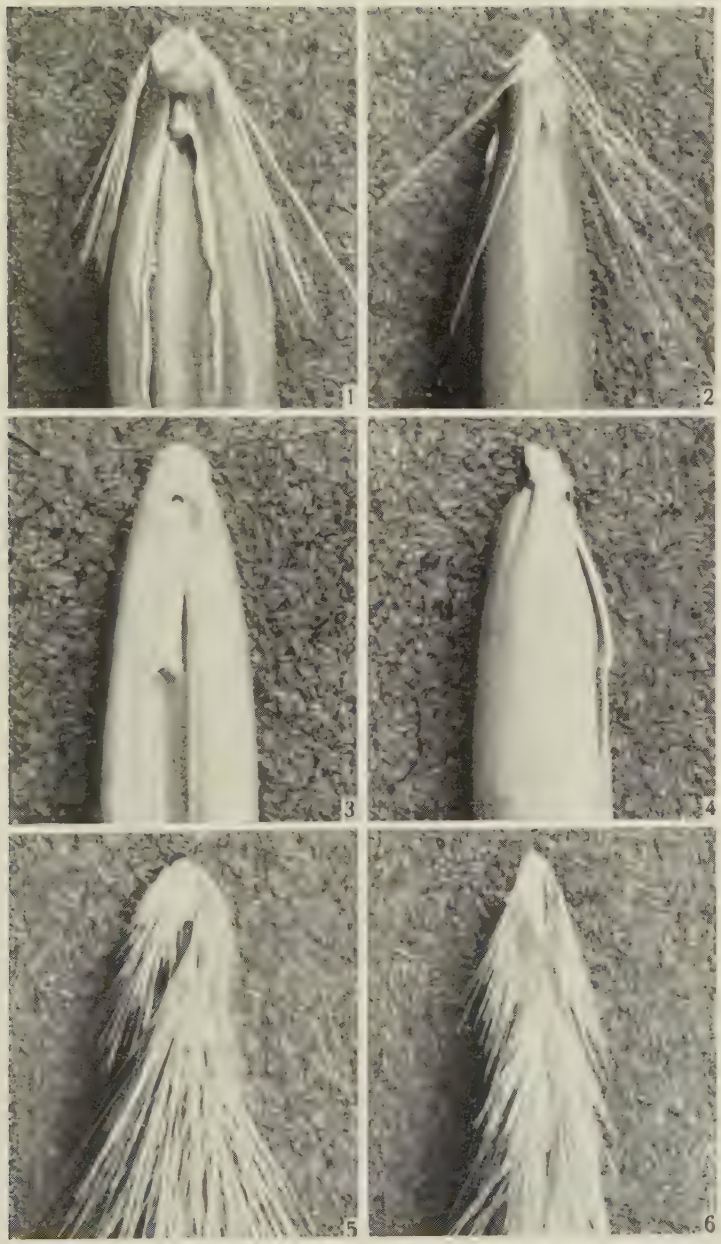
Fig. 5 — Articulação basilar da espigueta, mostrando cicatriz ovóide.

Fotografia do especímen n.º 3428. (Cf. est. XVI fig. 5).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag.) em. Malz. var. **Malzevii** Tab. Mor. subvar. **trifloriaristulata** Tab. Mor.

Fig. 6 — Articulação basilar da espigueta, mostrando cicatriz sublinear.

Fotografia do especímen n.º 3961. (Cf. est. XVI fig. 6).


1
2
3
4
5
6

ESTAMPA II

Ampliações × 8

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subpilosa** (Thell.) Tab. Mor. forma **pallida** Tab. Mor.

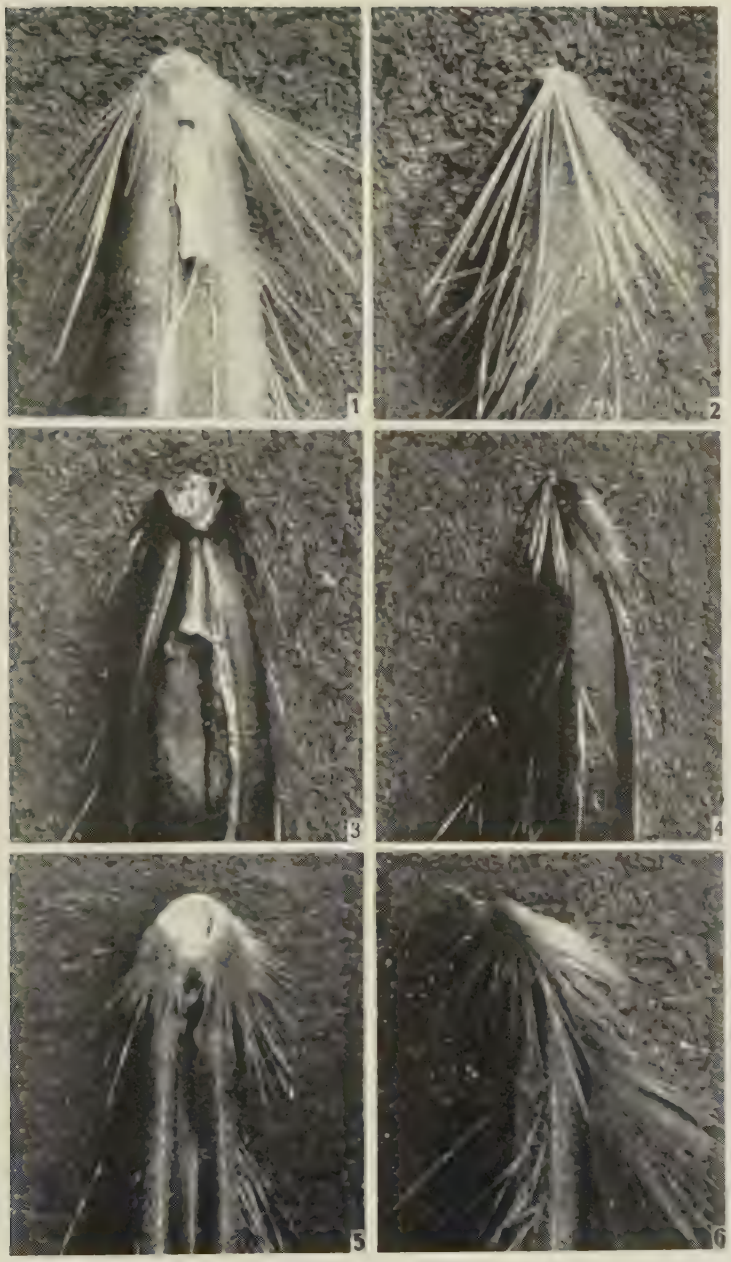
Fig. 1 e 2 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.
Observe-se que na 1.ª figura uma esquírola do bordo da superfície articular tapa um pouco essa região.
Fotografias do especímen n.º 3490 [tipo].

Avena sativa L. subsp. **praegravis** Krause var. **major** Tab. Mor.

Fig. 3 e 4 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.
Fotografias do especímen n.º 3457 [tipo]. (Cf. est. XIV fig. 7).

Avena sterilis L. subsp. × **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne var. **subpubescens** Tab. Mor.

Fig. 5 e 6 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.
Fotografias do especímen n.º 3855 [tipo]. (Cf. est. V).


1
2
3
4
5
6

ESTAMPA III

Ampliações × 8

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **transiens** (Hausskn.) Tab. Mor. (1939).

Fig. 1 — Base da espigueta.

Reprodução da fig. V de HAUSSKNECHT em Mitteil. Geogr. Ges. III (1884), reduzida a dois terços do original. (Cf. o texto, página 608).

Compare-se, na cicatriz da articulação e nos pêlos do calo, com a fig. 3.

Fig. 3 e 4 — Articulação basilar da espigueta, vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Fotografias do especímen n.° 3387 do Herb. normale. (Cf. est. VI).

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **brachytrica** (Thell.) Tab. Mor. subvar. **subcalosa** Tab. Mor.

Fig. 2 — Base da espigueta.

Reprodução da fig. IV de HAUSSKNECHT em Miteil. Geogr. Ges. III (1884), reduzida a dois terços do original.

Avena longiglumis Dur. var. **pubifolia** Malz.

Fig. 5 e 6 — Articulação basilar da espigueta, vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Na primeira a cicatriz mal se distingue, tapada como fica com os pêlos.

Fotografias do especímen de BOURGEAU n.° 2065. (Cf. est. XII).

1

2

3

4

5

6

ESTAMPA IV

Ampliações × 8

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subpilosa** (Thell.) Tab. Mor. subvar. **heteroclita** Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Verifique-se a coexistência duma articulação inclinada como a da *Avena byzantina* Koch com a organização e morfologia da *Avena sativa* L.

Fotografias do especímen n.º 3842.

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **subcalva** Tab. Mor.

Fig. 3 e 4 — Articulação basilar da espigueta vista, respectivamente, de frente e de perfil.

Na segunda gravura apagaram-se os raros pêlos no dorso da glumela inferior da 1.ª flor.

Fotografias do especímen n.º 3981 [tipo]. (Cf. est. IX).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em Malz.) Tab. Mor. var. **calva** Tab. Mor.

Fig. 5 e 6 — Articulação basilar da espigueta, respectivamente, vista de frente e de perfil.

Fotografias do especímen n.º 3930 [tipo]. (Cf. est. VIII).

1

2

3

4

5

6

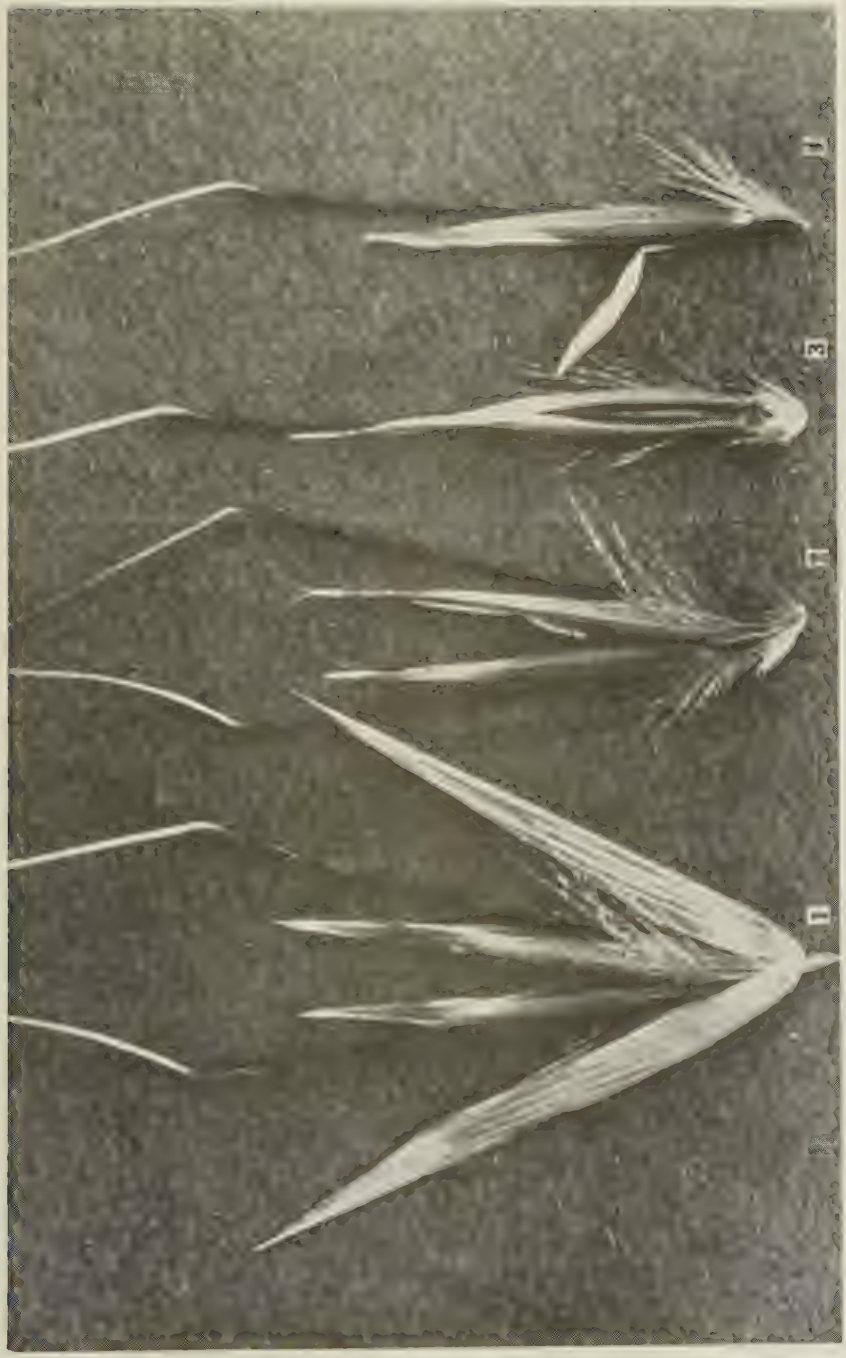
ESTAMPA V

Ampliação × 3,7

Avena sterilis L. subsp. × **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne var. **subpubescens** Tab. Mor.

Fig. 1 a 4 — Respectivamente, espigueta com glumas, espigueta sem glumas, 1.ª cariopse envolucrada vista pelo ventre, 2.ª cariopse envolucrada vista de lado.

Fotografias do especímen n.º 3855 [tipo]. (Cf. est. II fig. 5 e 6).



ESTAMPA VI

Ampliação × 3,7

Avena sativa L. *subsp.* **sativa** (L.) Tab. Mor. *var.* **transiens** (Hausskn,) Tab. Mor.

Fig. 1 a 4 — Respectivamente, espigueta com glumas, espigueta sem glumas, 1.ª cariopse envolucrada vista pelo ventre, 2.ª cariopse envolucrada igualmente de ventre.

Fotografias do especímen n.º 3387 do Herb. normale. (Cf. est. III fig. 3-4).

2
1

ESTAMPA VII

Ampliação × 3,7

Avena barbata Pott ex Link subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor. var. **subtypica** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Respectivamente, espiguetas com e sem glumas. Fotografias do especímen n.° 3927.

Avena barbata Pott ex Link subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor. var. **subtypica** (Malz.) Tab. Mor. subvar. **triflorisubtypica** Tab. Mor.

Fig. 3 e 4 — Respectivamente, espiguetas com e sem glumas. Fotografias do especímen n.° 3923 [tipo].

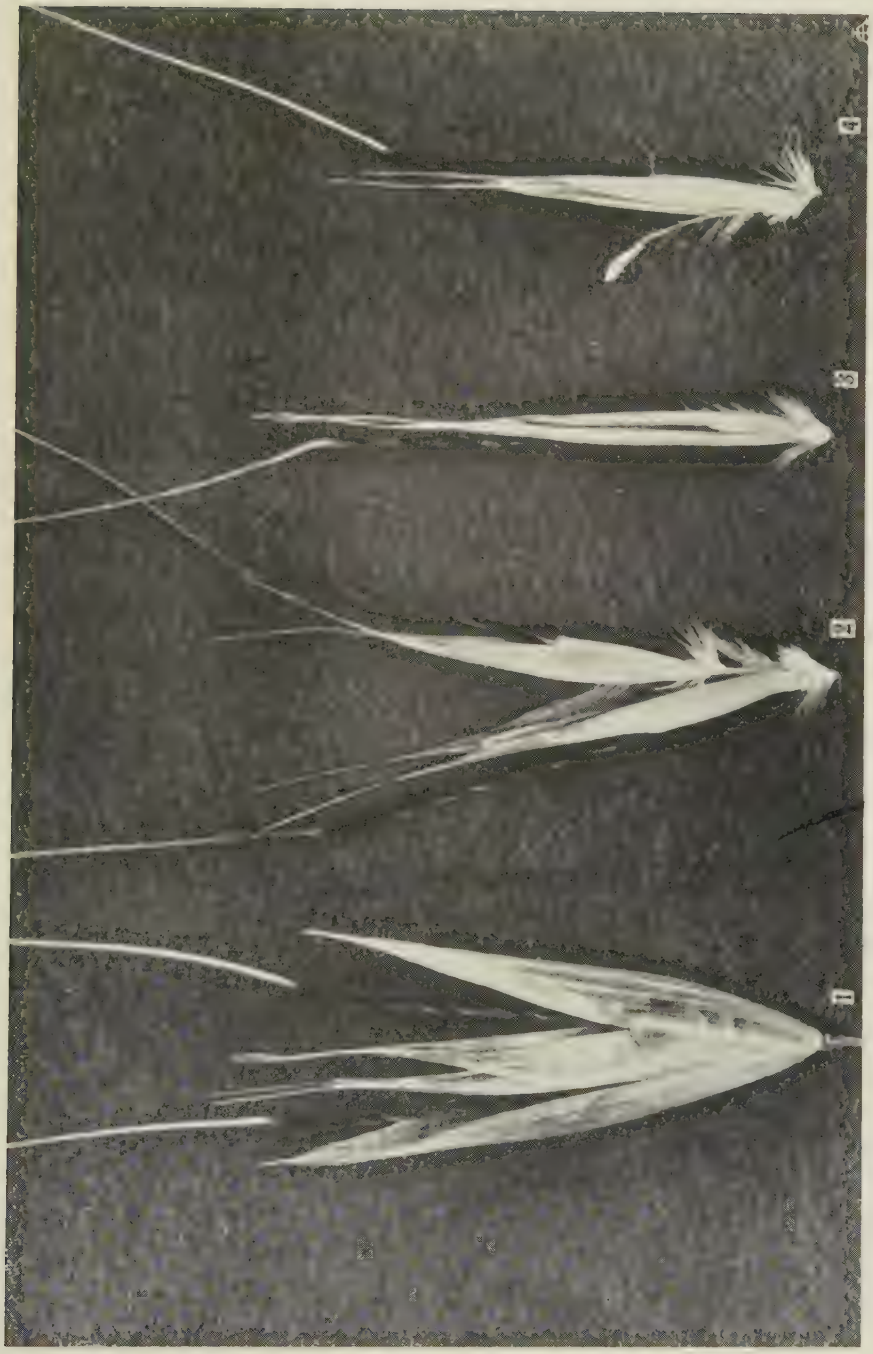
ESTAMPA VIII

Ampliação × 3,7

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **calva** Tab. Mor.

Fig. 1 a 4 — Respectivamente, espigueta com glumas, espigueta sem glumas, 1.ª cariopse envolucrada vista de ventre, 2.ª cariopse envolucrada vista de lado.

Fotografias do especímen n.º 3930 [tipo]. (Cf. est. IV fig. 5-6).


4
3
2
1

ESTAMPA IX

Ampliação × 3,7

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **subcalva** Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Respectivamente, espiguetas com e sem glumas. Fotografias do especímen n.° 3981 [tipo]. (Cf. est. IV fig. 3-4).

Fig 3 e 4 — Respectivamente, espiguetas com e sem glumas. Fotografias do especímen n.° 3982.

1
2
3
4

ESTAMPA X

Ampliação × 3,7

Avena barbata Pott ex Link subsp. **Maviloviana** (Malz.) Tab. Mor. var. **pilosiuscula** (Thell.) Tab. Mor.

Fig. 1 a 3 — Respectivamente, 2.ª cariopse vista de lado com as glumelas afastadas, 1.ª cariopse vista de lado e espigueta com glumas.

Fotografias do especímen n.º 28 in Herb. de Lisboa.

1
2
3

ESTAMPA XI

Ampliação × 2

Avena sterilis L. subsp. **macrocarpa** (Moench) Briq. var. **setosissima** Malz. em. Tab. Mor. subvar. **trichosubulata** Tab. Mor.

Fig. 1 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3477 [tipo].

Avena sterilis L. subsp. **macrocarpa** (Moench) Briq. var. **setosissima** Malz. em. Tab. Mor. subvar. **glabrisetigera** Tab. Mor. forma **fusca** Tab. Mor.

Fig. 2 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3638 [tipo].

1
2

ESTAMPA XII

Ampliação × 2

Avena longiglumis Dur. subvar. **pubifolia** Malz.

Fig. 1 e 2 — Respectivamente, espiguetas com e sem glumas. Fotografia do especímen de BOURGEAU n.º 2065. (Cf. est. III fig. 5-6).

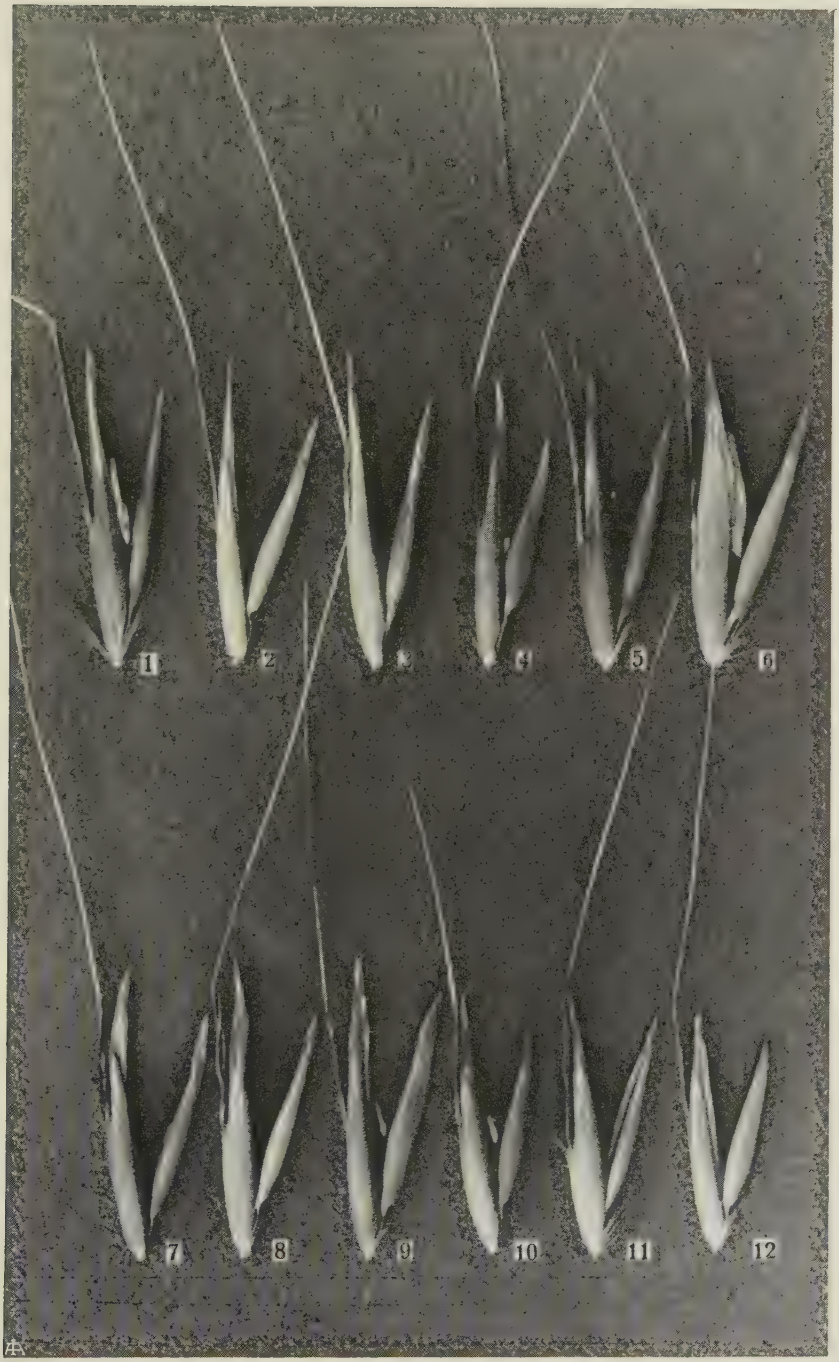
1
2

ESTAMPA XIII

Ampliação × 2

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subuniflora** (Trab.) em. Tab. Mor.

Fig. 1 a 12 — Espiguetas sem glumas.
Observe-se a constância da forma e a variabilidade do tamanho.
Fotografia dos especímenes, respectivamente, n.^{os} 3820 a 3821, 3823 a 3829, 3769, 3833 e 3834. (Cf. est. XIV fig. 9 e est. XVII fig 1-2).


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12

ESTAMPA XIV

Ampliação × 2

Avena sativa L. subsp. **praegravis** Krause var. **macrotrica** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 1, 3-5, 8 — Espiguetas sem glumas.
Fotografias dos especímenes, respectivamente, n.º 3837, 3840, 3841, 313, 3841. (Cf. est. I fig. 3-4).

Avena sativa L. subsp. **praegravis** Krause var. **leiantha** (Malz). Tab. Mor.

Fig. 2 — Espigueta sem glumas.
Fotografia do especímen n.º 3839.

Avena sativa L. subsp. **praegravis** Krause var. **major** Tab. Mor.

Fig. 7 — Espigueta sem glumas.
Fotografia do especímen n.º 3457. (Cf. est. II fig. 3-4).

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subpilosa** (Thell.) forma **cinerea** Tab. Mor.

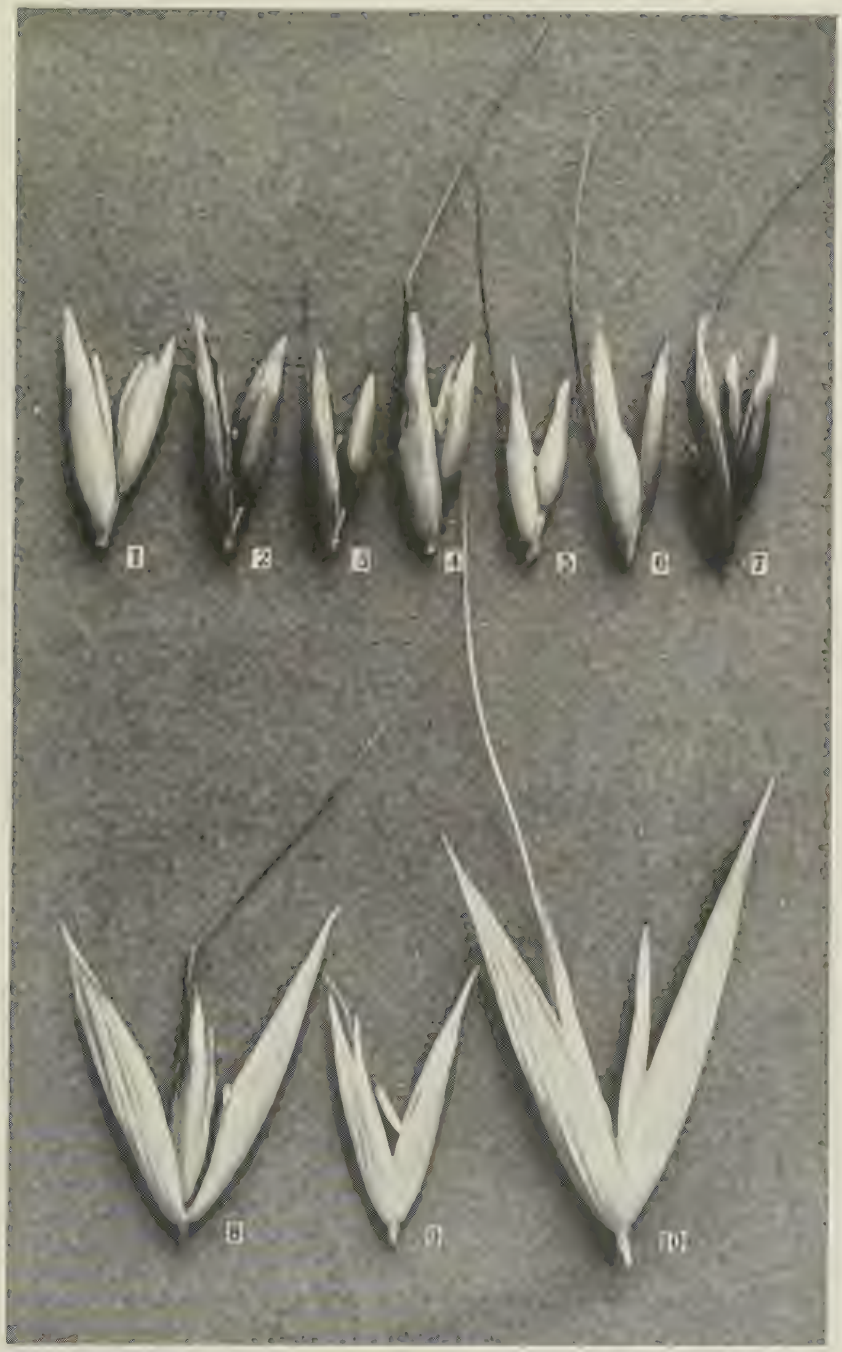
Fig. 6 — Espigueta sem glumas.
Fotografia do especímen n.º 1986 [tipo].

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subuniflora** (Trab.) em. Tab. Mor.

Fig. 9 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 417.

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subpilosa** (Thell.) Tab. Mor. subvar. **gigantea** Tab. Mor.

Fig. 10 — Espigueta cam glumas.
Fotografia do especímen n.º 2970 [tipo].


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10

ESTAMPA XV

Ampliação × 2

Avena bysantina Koch s. amplo subsp. **pseudo-sativa** (Thell.) em. Tab. Mor. var. **transietissima** (Thell.) Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Espiguetas sem glumas.
Fotografias dos especímenes, respectivamente, n.^{os} 3644 e 1982.

Avena bysantina Koch s. amplo subsp. **pseudo-sativa** (Thell.) em. Tab. Mor. var. **Thellungiana** (Malz.) em. Tab. Mor.

Fig. 3 a 12 — Espiguetas sem glumas.
Fig. 13 — Espiguetas com glumas.
Fotografias dos especímenes, respectivamente, n.^{os} 3845, 169, 3848, 311b, 1394, 3847, 1395, 312, 311c.,169, 311c. (Cf. est. I fig. 1 e 2.

1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13

ESTAMPA XVI

Ampliação × 2

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **Malzevii** Tab. Mor. subvar. **lusitanica** Tab. Mor.

Fig. 1 e 2 — Espiguetas com glumas.
Fotografias dos especímenes, respectivamente, n.^{os} 30 [tipo] e 3969.

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **Malzevii** Tab. Mor. subvar. **subaristulata** Tab. Mor.

Fig. 3 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3980 [tipo]. (Cf. est. XX fig. 1).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **Malzevii** Tab. Mor. subvar. **pseudo-strigosa** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 4 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3965.

Avena barbata Pott ex Link subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor. var. **typica** (Malz.) Tab. Mor. subvar. **triflora** Willk.

Fig. 5 — Espigueta com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3428. (Cf. est. I fig. 5).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **Malzevii** (Malz.) Tab. Mor. subvar. **trifloriaristulata** Tab. Mor.

Fig. 6 — Espiguetas com glumas.
Fotografia do especímen n.º 3487 [tipo]. (Cf. est. I fig. 6).

1.
2.
3.
4.
5.
6.

ESTAMPA XVII

Ampliação × 2

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **subuniflora** (Trab.) em. Tab. Mor.

Fig. 1 — Espigueta anormal pelo desenvolvimento excepcional das raquilas.
Fig. 2 — Espigueta normal da mesma panícula.
Fotografias do especímen n.º 3833. (Cf. est. XIII).

Avena barbata Pott ex Link subsp. **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor. var. **typica** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 3 — Espigueta normal.
Fig. 4 — Espigueta sem glumas com as raquilas excepcionalmente alongadas e maior número de cariopses do que o comum.
Fig. 5 — Espigueta com glumas e a raquila entre as 1.ª e 2.ª flores muitíssimo alongada.
Fotografias do especímen n.º 3849.

1
2
3
4
5

ESTAMPA XVIII

Ampliações × 2

Espiguetas com e sem glumas.

Avena strigosa Schreb. subsp. **strigosa** (Schreb.) Thell.:

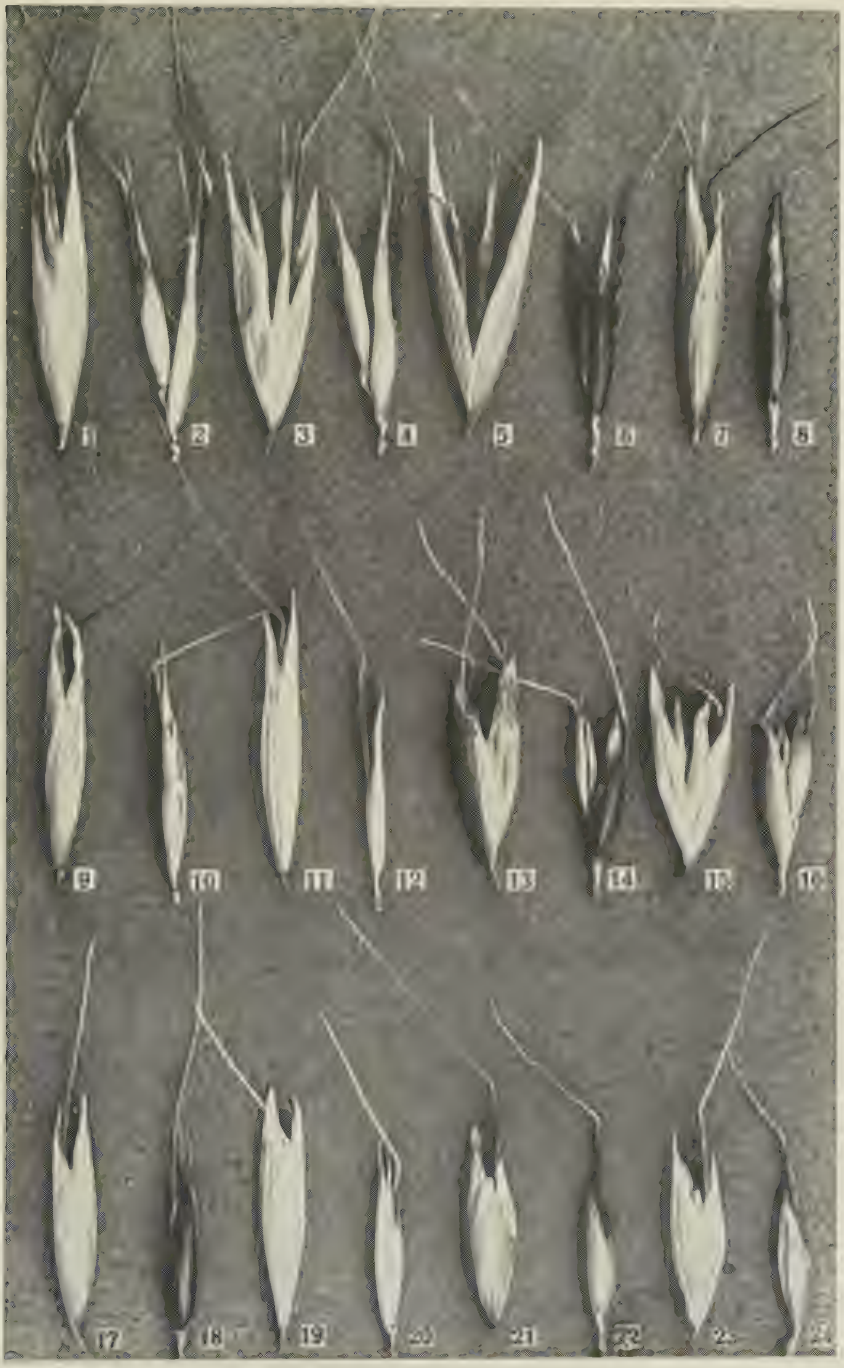
Fig. 1 e 2 — var. **subpilosa** Malz.
A gravura não mostra porém os pêlos dorsais da glumela inferior.
Fotografia do especímen n.º 3434.
Fig. 3 e 4 — var. **glabrescens** (Marq.) Thell. forma **albida** (Marq.) Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 3975.
Fig. 5 e 6 — var. **glabrescens** (Marq.) Thell. forma **cambrica** (Marq.) Tab. Mor.
A gravura mostra o contraste da côr com a forma precedente.
Fotografia do especímen n.º 3460.
Fig. 7 e 8 — var. **glabrescens** (Marq.) Thell. subvar. **unispermica** Tab. Mor. forma **nigella** Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 3452.
Fig. 9 a 12 — var. **glabrescens** (Marq.) Thell. subvar. **unispermica** Tab. Mor. forma **lucida** Tab. Mor.
Fotografia dos especímenes, respectivamente, n.º 3453 e 3993.

Avena strigosa Schreb. subsp. **agraria** (Brot.) sec. Tab. Mor.:

Fig. 13 e 14 — var. **totiglabra** Tab. Mor. subvar. **subbrevis** (Malz.) Tab. Mor. forma **obscura** Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 3438.
Fig. 15 e 16 — var. **totiglabra** Tab. Mor. subvar. **subbrevis** (Malz.) Tab. Mor. forma **albula** Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 3459.
Fig. 17 e 18 — var. **totiglabra** Tab. Mor. subvar. **sesquialtera** (Brot.) Tob. Mor. forma **nigrescens** (Vasc.) ex Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 1390-II.
Fig. 19 e 20 — var. **totiglabra** Tab. Mor. subvar. **sesquialtera** (Brot.) Tab. Mor. forma **albobrevis** (Vasc.) ex Tab. Mor.
Fotografia do especímen n.º 1391.

Avena strigosa Schreb. subsp. **Mandoniana** (Coss. et Bal.) Tab. Mor.:

Fig. 19 a 24 — subvar. **açoreana** Tab. Mor.
Fotografia dos especímenes, respectivamente, n.º 1003 e 3857.


1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
11
12
13
14
15
16
17
18
19
20
21
22
23
24

ESTAMPA XIX

Avena clauda Dur. var. **eriantha** Balansa.

Fig. 1 — Espigueta com as cariopses desarticuladas.

Ampliação × 3

Fig. 2 — Espigueta com glumas.

Ampliação × 2

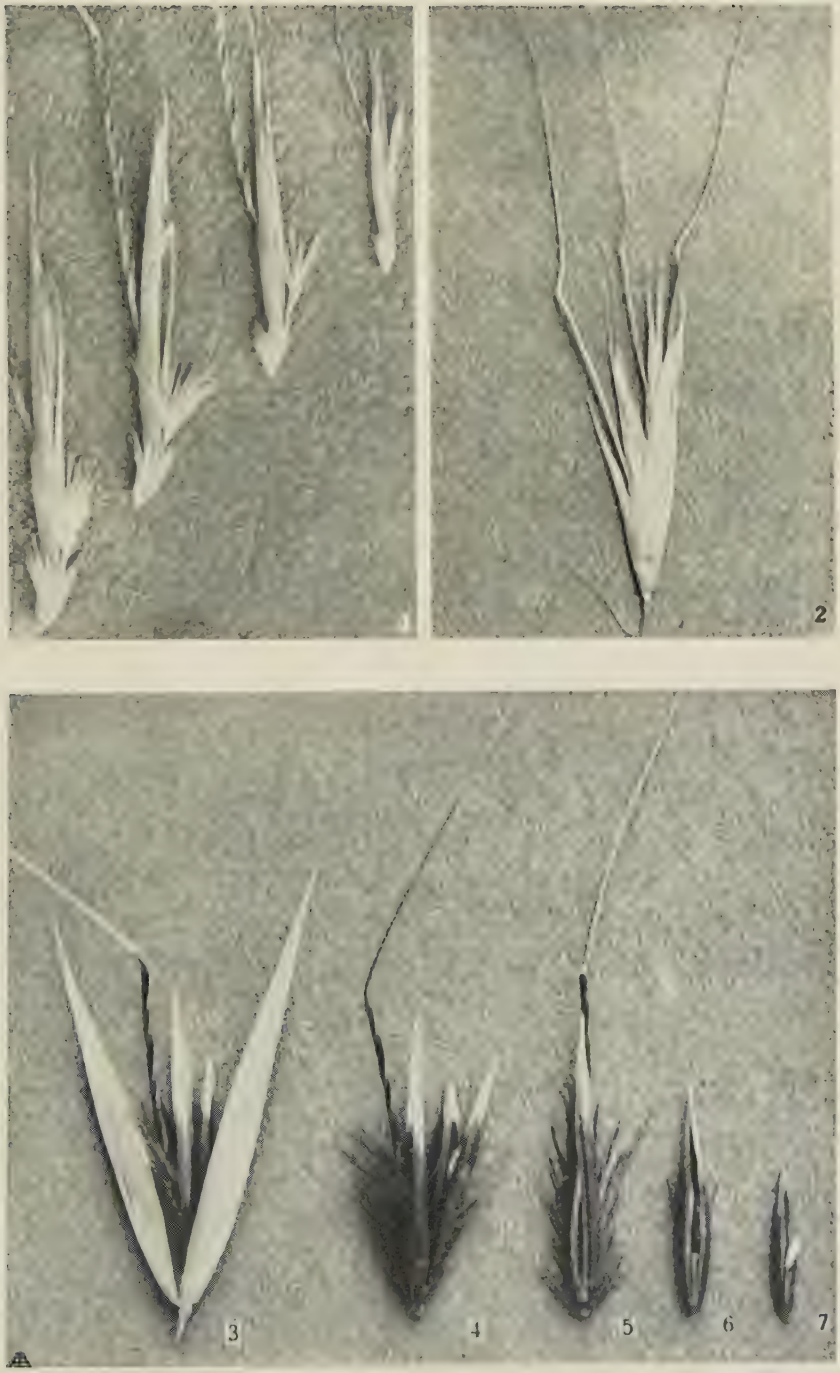
Fotografias do especímen da Bulgária mencionado no texto, página 614.

Avena sativa L. subsp. **sativa** (L.) Tab. Mor. var. **pilosa** (Koeler) Tab. Mor. subvar. **pilifera** (Malz.) Tab. Mor.

Fig. 3 — Espigueta com glumas.
Fig. 4 — Espigueta sem glumas.
Fig. 5 a 7 — Respectivamente, 1.ª, 2.ª e 3.ª cariopses desarticuladas.

Ampliação × 2

Fotografias do especímen n.º 3662.


1
2
3
4
5
6
7

ESTAMPA XX

Avena barbata Pott ex Link subsp. **hirtula** (Lag. em. Malz.) Tab. Mor. var. **Malzevii** Tab. Mor. subvar. **subaristulata** Tab. Mor.

Fig. 1 — Parte terminal da espigueta, à esquerda a cariopse superior, à direita a inferior.

Ampliação $\times$ 3

Consulte-se o texto a página 630.
Microfotografia do especímen n.º 3980 [tipo] (Cf. est. XVI fig. 3).

Avena strigosa Schreb. subsp. **strigosa** (Schreb.) Thell. var **nuda** (L.) Hausskn.

Fig. 2 — Espigueta com glumas.

Ampliação $\times$ 2

Fotografia do especímen de HOHENAAKER eur. Cer. 45.

Avena strigosa Schreb. subsp. **agraria** (Brot.) sec. Tab. Mor. var. **agrarisubpilosa** Tab. Mor.

Fig. 3 — Espiguetas com e sem glumas.

Ampliação $\times$ 2

Fotografia do exemplar n.º 21 [tipo] in Herb. Lisboa.

1

2

3

ÍNDICE NOMENCLATURAL

As «Regras Internacionais de Nomenclatura Botânica», art.° 28, facultam o uso do binome específico seguido imediatamente do nome de grupo infra-específico de qualquer categoria; assim está organizado êste índice, onde, porém, dentro de cada espécie, a categoria do grupo é assinalada:

subespécie = sem qualquer sinal
variedade = +
subvariedade = —
forma = ×

figurando em *itálico os nomes que só ocorrem em sinonímia.*

Na paginação também:

os algarismos árabes em **normando** indicam o **lugar da descrição,**

os do *itálico* a sua *ocorrência na sinonímia,*

os do romano o aparecimento nos textos descritivos ou críticos e chaves dicotómicas,

referindo-se a numeração romana às estampas.

Avena barbata Pott ex Link, 588, **615,** 618, 629, 632, 645, 650, 656.
barbata (Pott ex Link) Tab. Mor., **617,** 622, 632, 656.
\+ calva Tab. Mor., 614, **626,** 632, 658, IV, VIII.
— genuina Willk., **618,** 657.
— glabritriflora Tab. Mor., **621,** 657.
— hirsuta (Moench) Tab. Mor., **619,** 657.
hirtula (Lag. em. Malz.) Tab. Mor., **622,** 629, 632, 657.
— lusitanica Tab. Mor., **624,** 658, XVI.
\+ Malzevii Tab. Mor., **622,** 632, 657.
— minor (Lange) Tab. Mor., **625,** 658.
\+ pilosiuscula (Thell.) Tab. Mor., **627,** 658, X.
— pseudo-strigosa (Malz.) Tab. Mor., **623,** 658, XVI.
— subaristulata Tab. Mor., **625,** 658, XVI, XX.
\+ subcalva Tab. Mor., **625,** 632, 658, IV, IX.
\+ subtypica (Malz.) Tab. Mor., **621,** 632, 657, VI.
— triflora Willk., **620,** 657, I, XVI.

— trifloriaristulata Tab. Mor., **623,** 625, 658, I, XVI.
— triflorisubtypica Tab. Mor., **622,** 657, VI.
+ typica (Malz.) Tab. Mor., **617,** 623, 632, 657, XVII.
Vaviloviana (Malz.) Tab. Mor., **626,** 658.
Avena barbata Brot., 588, *615,* 622, 628.
α *genuina* Willk., 616, *622,* 627, 628, 631.
× *glabra* Cav., *621.*
+ humilis Willk., 628.
β *minor* Lange, *620,* 628.
β *triflora* Willk., 616, *625,* 627, 628.
Avena brevis Roth., 641, *643.*
Avena byzantina Koch, 583, 587, 596-598, **609,** 650, 655.
byzantina (Koch) Tab. Mor., 612.
pseudo-sativa Thell. em. Tab. Mor., **610,** 612, 613, 655.
+ Thellungiana (Malz.) em. Tab. Mor., **611,** 656, I, XV.
+ transietissima (Thell.) Tab. Mor., **611,** 657, XV.
Avena byzantina × *sterilis* Tab. Mor., *611.*
Avena clauda Dur., **614,** 649, 656.
— eriantha Bal., XIX.
Avena fatua L., 588, **589,** 594, 595-597, 607, 616, 645, 650, 653.
× albescens Hausskn., **590,** 595, 604, 653.
— biflora Tab. Mor., **591,** 653.
× cinerascens Hausskn., **591,** 594, 653.
fatua (L.) Thell., **590,** 594, 607, 653.
+ glabrata Peterm., **592,** 595, 597, 654.
+ intermedia (Lestib.) Lej. et Court., **593,** 654.
— minima Tab. Mor., **593,** 654.
× nigrescens Hausskn., **591,** 653.
— parva Tab. Mor., **592,** 653.
+ pilosissima S. F. Gray, 580, **590,** 603, 606, 607, 653.
— scabrida Malz., **590,** 653.
— valdepilosa (Malz.) Tab. Mor., **591,** 653.
Avena fatua L. *s. amplo,* 583, *597,*
— arundinacea Schur., 598.
— *basifixa* Malz., *574, 580,* 582, *589.*
cultiformis Malz., 594, *597.*
prole decorticata Malz., 618.
fatua (L.) Thell., *590,* 594, *597,* 607.

+ *glabrata* Peterm., *592.*
+ *glabricalla* Thell., *589, 598.*
+ *glabriuscula* Malz., *602.*
prole grandiuscula Malz., *618.*
+ *grandis* Malz., *590.*
+ *intermedia* (Lestib.) Lej. et Court., *593,* 631.
— Kasanensis Vav., 598.
+ *leiantha* Malz., *606.*
+ *longipila* Malz., *602.*
+ *macrotricha* Malz., *605.*
macrantha (Hack.) Malz., *589, 598,* 609.
meridionalis Malz., *590, 593, 597.*
nodipilosa Malz., *589, 598,* 608, 609.
prole nudata Malz., 603, 618.
+ *pilifera* Malz., *599.*
+ *pilosa* (Koeler) Malz., *598, 601.*
+ *pilosissima* S. F. Gray, *590.*
praegravis (Krause) Malz., *589, 604,* 609.
+ *pseudo-basifixa* Thell., *589.*
+ *pseudo-transiens* Thell., *589, 603, 604,* 608.
sativa (L.) Thell., *589, 597, 598,* 607, 609.
seteritrionalis Malz., *590,* 593, 594, *597,* 612.
prole sinensis (Fisch.) Malz., 618.
— spelticola Malz., 598.
— speltiformis Vav., 598.
— subpilifera Malz., *600.*
+ *subpilosa* Thell., *599.*
— *subpilosa* (Thell.) Malz., *598, 599.*
+ *subunitlora* (Trab.) Malz., *602.*
+ *transiens* Hausskn., *589, 603,* 603.
+ transiens Thell. non Hausskn., *601.*
+ *valdepilosa* Malz., *590, 592.*
+ vilis Wallr., 603.
Avena fatua × *sativa* Asch. et Graeb.
+ β major Tab. Mor., *605.*
+ α transiens (Hausskn.), *601.*
Avena fatua × *sativa* × *sterilis* Tab. Mor., *595, 599, 600.*
Avena fatua × *sterilis* Florell, *580.*
Avena hirsuta Moench, *615, 619.*

raç. *longiglumis* (Dur.) Samp., *613*, *615*, 649.
Avena hirtula Lag., *622*, 629-631.
Avena longiglumis Dur., **613**, 649, 656.
— pubifolia Malz., **614**, 656, III, XII.
Avena Ludoviciana Dur.
+ *transietissima* Thell., *611*.
Avena nuda L., 638, *639*.
Avena pilosa M. B., 649.
Avena sativa L., 587, 595-597, **597**, 598, *605*, 606, 607, 610, 611, 650, 654.
+ brachytrica (Thell.) Tab. Mor., 603.
× cinerea Tab. Mor., 595, **600**, 655, XIV.
— gigantea Tab. Mor., **601**, 655, XIV.
— heteroclita Tab. Mor., 598, 599, **601**, 655, IV.
+ leiantha (Malz.) Tab. Mor., **606**, 655, XIV.
+ macrotricha (Malz.) Tab. Mor., **604**, 655, I, XIV.
+ major Tab. Mor., **605**, 655, II, ..IV.
× pallida Tab. Mor., **600**, 665, II.
— pilifera (Malz.) Tab. Mor., **599**, 600, 654, XIX.
+ pilosa (Koeler) Tab. Mor., **598**, 607, 654.
praegravis Krause, **604**, 655.
sativa (L.) Tab. Mor., **598**, 654.
— subcalosa Tab. Mor., 604, III.
× subpilifera (Malz.) Tab. Mor., 595, **600**, 655.
+ subpilosa (Thell.) Tab. Mor., 575, **599**, 607, 654.
— subtransiens Tab. Mor., **601**, 603, 608, 655.
+ subuniflora (Trab.) Tab. Mor., **602**, 603, 606, 655, XIII, XIV, XVII.
+ transiens (Hausskn.) Tab. Mor., **603**, 604, 605, 607, 655, III, VI.
Avena sativa × *sterilis* Tab. Mor., *599*.
Avena sterilis L., **574**, 576, 583, 585-587, 589, 597, 645, 650, 651.
+ calvescens Trab. et Thell., **579**, 595, 632, 652.
× fusca Tab. Mor., **577**, 595, 632, 652, XI,
— glabrisetigera Tab. Mor., **577**, 589, 652.
— hirsutimaxima Tab. Mor., **576**, 652.
Ludoviciana (Dur.) Gillet et Magne, **579**, 586, 652.
macrocarpa (Moench) Briq., **574**, 580, 686, 651.

— maxima (Perez-Lara) Malz., **575,** 652.
+ α [*maxima* (Perez-Lara) Thell.], *575.*
× nigrescens Tab. Mor., **577,** *595,* 652.
— nodipilosiuscula Tab. Mor., **581,** 652.
— psilathera Thell., **581,** 652.
— scabrimicrantha Tab. Mor., **580,** 652.
+ β [*scabriuscula* (Perez-Lara) Thell.], *575, 577.*
+ setosissima Malz. em. Tab. Mor., **574,** 580, 597, 606, 651.
+ subpubescens Tab. Mor., **582,** 597, 653, II, V.
— subulata (Trab.) Malz., **578,** 651.
— subulatisetigera Tab. Mor., **579,** 651.
— subulifera Thell., **581,** 652,
— trichomaxima Tab. Mor., **575,** 652.
— trichosubulata Tab. Mor., **578,** 651, XI.
+ typica Malz. em. Tab. Mor., **580,** 652.

Avena sterilis L. *s. amplo,* 583, 585.
— *armeniaca* Malz., *580.*
brevipila Malz., 631.
byzantina (Koch) Thell., *574, 610,* 613.
Ludoviciana (Dur.) Gillet et Magne, *580,* 583-585, 612, 613.
— *macrantha* Malz., *580.*
macrocarpa (Moench) Briq., *574,* 583-585, 613.
+ *maxima* (Perez-Lara) Thell., *575.*
+ media Malz., 582.
nodipubescens Malz., *574, 610,* 612, 613.
+ pilosissima Malz., 588.
pseudo-sativa Thell., *574, 610,* 613.
× *pseudo-sativa* Thell., *610,* 612.
+ *psilathera* Thell., 581.
+ *scabriuscula* (Perez-Lara) Thell., *577.*
+ *segetalis* (Trab.) Thell., *574.*
+ *setigera* Malz., *574, 580.* 584,
+ *setosissima* Malz., *575.*
+ *solida* (Hausskn.) Thell., *574.*
+ subcalvescens Malz., 584.
× *subulifera* Thell., *582.*
+ *Thellungiana* Malz., *611.*

— *transietissima* Thell., *611.*
trichophylla (Koch. em. Hausskn.) Malz., *574, 580,* 583-585, *593,* 612, 613.
+ *typica* Malz., *580.*
Avena strigosa Schreb., 588, 630-532, **633,** 645, 650, 659.
— açoreana Tab. Mor., **644,** 661, XVIII.
agraria (Brot.) sec. Tab. Mor., **639,** 641, 660.
+ agrarisubpilosa Tab. Mor., **640,** 660, XX.
× albobrevis (Vasc.) ex Tab. Mor., **642,** 661, XVIII.
+ *albida* Marq., *635.*
× albida (Marq.) Tab. Mor., **635,** 659.
× albula Tab. Mor., **641,** 660, XVIII.
brevis (Roth) Husnot, 633, **642,** 661.
+ cambrica Marq., *636.*
× cambrica (Marq.) Tab. Mor., **636,** 660, XVIII.
+ elatior (Roem. et Schult.), 634.
— elatior (Roem. et Schult.) Malz., **636,** 660.
+ glabrata (Malz.) Tab. Mor., **643,** 644, 661.
+ glabrescens (Marq.) Thell., **635,** 659, XVIII.
× lucida Tab. Mor., **637,** 660, XVIII.
Mandoniana (Coss. et Bal.) Tab. Mor., 633, **644,** 661.
× nigella Tab. Mor., **637,** 660, XVIII.
+ *nigra* Marq., *637.*
× *nigra* Tab. Mor. non Marq., *637.*
× nigrescens (Vasc.) ex Tab. Mor., **642,** 661, XVIII.
+ nuda (L.) Hausskn., **636,** 660, XX.
× obscura Tab. Mor., **640,** 660, XVIII.
— orcadensis (Marq.) Thell., **634,** 659.
β *sesquialtera* Hack. non Brot., *636.*
— *sesquialtera* (Brot.) Hack., *637.*
— sesquialtera (Brot.) sec. Tab. Mor., **641,** 661.
strigosa (Schreb.) Thell., **634,** 659.
— subbrevis (Malz.) Tab. Mor., **640,** 660.
+ subpilosa Malz., **634,** 659, XVIII.
+ totiglabra Tab. Mor., **640,** 660.
+ trichophora (Malz.) Tab. Mor., **643,** 661.
— turgida Vav., **644,** 661.
— unilateralis Malz., **636,** 660.
— unispermica Tab. Mor., **636,** 660.

Avena strigosa Schreb. *s. amplo, 583, 615.*
abyssinica (Hochst.) Thell., *615.*
barbata (Pott) Thell., *617*, 627, 629-633, *633.*
prole brevis (Roth) Thell., *643.*
— *caspica* (Hausskn.) Malz., *617.*
— *deserticola* Malz., *617.*
— *elatior* (Roem. et Schult.) Malz., *638.*
— *genuina* Asch. et Graeb., *619*, 627.
+ *glabra* (Hausskn.), *626, 633.*
+ *glabrata* Malz., *643.*
+ *glabrescens* (Marq.) Thell., *635.*
hirtula (Lag.) Malz., *622*, 627-632, *633.*
+ *intercedens* Thell., *626, 633.*
— *minor* (Lange) Malz., *625.*
prole nuda (L.) Hausskn., 618, *639.*
+ *orcadensis* (Marq.) Thell., *634.*
— *orcadensis* (Marq.) Malz., *634.*
+ *pilosiuscula* Thell., *626, 627, 633.*
+ *pilosiuscula* (Thell.) Malz., *627.*
+ *pseudo-abyssinica* Thell., *626, 633.*
— *pseudo-strigosa* Malz., *623.*
— *sesquialtera* (Brot.) Hack., 637.
+ *solida* Hausskn., *615, 617, 633, 634.*
strigosa (Schreb.) Thell., *615.*
— *subbrevis* Malz., *634, 635, 640.*
+ *subtypica* Malz., *621, 631.*
+ *trichophora* Malz., *643.*
— *triflora* Trab., *620*, 627.
+ *typica* Malz., *617.*
— *uniflora* (Parl.) Malz., *634, 635, 639, 641.*
Vaviloviana Malz., *626.*
Wiestii (Steud.) Thell., *617*, 630, 632, 633, *633.*
Avena uniflora Parl., *641.*
Avena Vaviloviana Hub., *626.*
Avena ventricosa Bal. *s. amplo*, 649.
Avena Wiestii Steud., 594.
Danthonia strigosa
+ β *elatior* Roem. et Schult., *438.*

ÍNDICE DO VOLUME

CORREIA, MAXIMINO — Alguns passos da acção colonial do Prof. Doutor LUIZ CARRISSO XVII

FERNANDES, A. — Notícia sôbre a vida e a obra do Prof. LUIZ WITTNICH CARRISSO. XXXIII

FERRAZ DE CARVALHO, A. — Prof. LUIZ CARRISSO XI

PEREIRA COUTINHO, A. X. — Dr. LUIZ WITTNICH CARRISSO . VII

REDACÇÃO — Prof. LUIZ WITTNICH CARRISSO V

ALLORGE, P. et ALLORGE, VALIA—Sur la répartition et l'écologie des hépatiques épiphylles aux Açores. 211

BANCROFT, H. — Contribuïções para o conhecimento da flora de África. III. African Dipterocarps: an historical and taxonomic survey of the genus *Monotes* DC. 326

BARROS NEVES, J. — Contribution à l'étude caryologique du genre *Leucojum* L.. 545

BRANQUINHO D'OLIVEIRA — New hosts for the aecidial stage of *Uromyces graminis* (Niessl) Diet. 81

CANDEIAS, A. — Microplancton da região da Foz do Douro . . . 237

CHEVALIER, AUG.— La végétation de l'île de San-Thomé. . . . 101

DAVY DE VIRVILLE, AD. — Les zones de lichens sur les côtes du Portugal 123

EXELL, A. W. e MENDONÇA, F. A.— Contribuïções para o conhecimento da flora de África. I. Novas espécies da flora de Angola . 307

EXELL, MILDRED A.— Contribuïções para o conhecimento da flora de África. II. Two new species of *Copaifera* from Angola . . 322

FERNANDES, A.— Sur la caryo-systématique du groupe jonquilla du genre *Narcissus* L. 487

GAUSSEN, H. Climats, climax et étages de végétation 29

GONÇALVES DA CUNHA, A. — Etudes cytophysiologiques sur les nectaires du pétiole de la feuille de *Ricinus communis* L. . . . 1

GOSSWEILER, J.—Elementos para a história da exploração botânica de Angola: Itinerário e relação dos viajantes e exploradores que fizeram colecções botânicas em Angola 283

HEIM, R.—Observations sur la flore mycologique malgache. VI. Les champignons des termitières. Première note: Basidiomycètes . . 45
LAMI, R. — Sur quelques Fucacées de la côte du Portugal et leur répartition 177
LUISIER, A. — A flora briológica da Madeira. 69
MARQUES DE ALMEIDA, C. R. — Nota prévia sôbre o emprêgo do ácido β-indolyl acético no enraïzamento da laranjeira azêda . . 117
RESENDE, F. — Nucleoli and SAT-chromosomes 391
ROTHMALER, W. — Species novae vel criticae Florae Lusitanicae. . 273
QUINTANILHA, A. — Etude génétique du phénomène de Buller . . 425
SOUSA DA CÂMARA, A. — Die Wirkung von Roentgenstrahlen auf die meiotischen Chromosomen der *Vicia Faba* L. 187
SOUSA DA CÂMARA, M. e GOMES DA LUZ, C. — Some fungi from the atlantic islands and the portuguese colonies 95
TABORDA DE MORAIS, A.— Estudos nas aveias. II. As aveias portuguesas da secção *Euavena* Griseb.. 573
VASCONCELOS, J. DE CARVALHO — Plantas recentemente herborizadas em Portugal 41

Correcções

Ainda que (Regras de Nomenclatura) um nome seja um nome, porque a formação lingüística de **unispermica** é incorrecta proponho a sua substituïção por **monosperma**

PÁG.	LINHA	ONDE ESTÁ:	LEIA-SE:
589	32	Krausse	Krause
590	7	25 mm.	25 mm., lanceoladas; cariopses revestidas até 2 mm. de espessura.
590	2		
593	17	setentrionalis	septentrionalis
594	4		
597	20	setentrionalem	septentrionalem
598	4	Kasanensis	kasanensis
598	2		
598	4	(subvar.	(*A. fatua* subvar.
598	10	*sativa*	*sativa* (L.)
598	18	envolucradas	revestidas
600	penúltima	5995	3995
604	4 (em nota)	**subcalosa**	**subcallosa**
605	7	3-6	3-5
611	3	glumelas	glumela inferior
612	9	setentrionalis	septentrionalis
614	antepenúltima	mm.,	mm., nos pêlos do calo com mais de 3 mm.;
623	19	3487	3487 [tipo]
624	penúltima	oblongo)	oblongo) [tipo]
635	27	XVII	XVIII
656	1	glumelas	glumela inferior
636	25		
660	5	**unispermica**	**monosperma**
698	15 e 18		
705	7	Kasanensis	kasanensis
705	22	setentrionalis	septentrionalis
706	20	subcalosa	subcallosa
708	última	unispermica	monosperma
708	26	**636**	**639**
709	última	*438*	*638*
	Quadro II	6	8

A pár destas outras incorrecções aparecem resultantes da queda de letras durante a impressão e por isso impossíveis de assinalar pois variam conforme a altura da tiragem.

QUADRO I

Taxonomia da secção **Euavena**

Espécies				* *Avena clauda* Dur.	*Avena pilosa* M. B.	* *Avena longiglumis* Dur.	*Avena ventricosa* Bal.		* *Avena barbata* Pott ex Link				* *Avena strigosa* Schreb.							
Subespécies							Glumas com 25-30 mm. e calo com 5 mm. de comp.	Glumas com 40 mm. e calo com 10 mm. de comp.	Arístulas de mais de 1 mm. excedendo as glumas; cicatriz do calo ± alongada. Cromosomas 2n = 28		Arístulas de mais de 5-6 mm, excedendo ou subigualando as glumas; cicatriz do calo ± alongada. Cromosomas 2n = 14	Arístulas até 1 mm.; cicatriz do calo suborbicular. Cromosomas 2n = 28	Glumelas longamente cuspidadas, com arístulas de 4-7 (8) mm. de comprimento		Glumelas menos longamente cuspidadas do que na subspécie anterior e com arístulas de 1-3 mm. de comprimento		Glumelas levemente cuspidadas, com arístulas de menos de 2 mm. ou sem arístulas		Glumelas truncadas, muito ligeiramente acuminadas, com vestígios de arístulas	Glumelas inf. com 2-denticu 2-aristulado
Grupos infrasubespecíficos				subvariedades	subvariedades	subvariedades	**ventricosa** (Bal.)	**Bruhnsiana** Grun.	* **barbata** (Pott ex Link) Tab. Mor.		* **hirtula** (Lag em. Malz.) Tab. Mor.	* **Vaviloviana** (Malz.) Tab. Mor.	* **strigosa** (Schreb.) Thell.		* **agraria** (Brot.) sec. Tab. Mor.		* **brevis** (Roth) Husnot		* **Mandoniana** Coss. et Bal.) T. Mor	**abyssinica** (Hochst.) Tab.
Cariopses revestidas inclusas nas glumas	Glumelas inferiores de, pelo menos, as 1.ª e 2.ª flores muito hirsutas	Pêlos do calo:	com 3-5 mm.		a) * *pubifolia* Malz. b) *glabrifolia* Malz.				variedades	subvariedades	variedades	variedades	variedades	subvariedades e formas	variedades	subvariedades e formas	variedades	subvariedades	subvariedades	
			com 1-2 mm.									β * *pilosiuscula* (Thell.) Tab. Mor.					α * *trichophora* (Malz.)			α *solidifora*
			ausentes																	
	Glumela inf. da 1.ª flor um tanto hirsuta, às vezes com raros pêlos apenas junto à inserção da arista, outras vezes também com raros pêlos na glumela inf. da 2.ª flor	Pêlos do calo:	com 3-5 mm.																	
			com 1-2 mm.								β * *subcalva* Tab. Mor.		β * *subpilosa* Malz.	b) * *orcadensis* (Marq.) Thell. c) *tricholepis* (Holmberg)	α * *agrarisubpilosa* Tab. Mor.		β *semiglabra* (Malz.)			β *subglaberrim*
	Glumelas inferiores glabras	Pêlos do calo:	com 3-5 mm.	a) *eriantha* Bal. b) *leiantha* Malz.	a) *pubiflora* Grun. b) *glabriflora* Grun.		+ +	+ +	β * *subtypica* Malz.		γ * *calva* Tab. Mor.	γ *glabra* (Haussk.) Tab. Mor.								
			com 1-2 mm.									δ *intercedens* (Thell.) Tab. Mor.								γ *glaberrima* Chio
			ausentes										γ * *glabrescens* (Marq.) Thell.	com as **formas:** I * *albida* (Marq.) T. Mor II * *cambrica* (Marq.) Tab. Mor. b) *unilateralis* Malz. c) * *monosperma* Tab. Mor. com as **formas:** I * *nigela* Tab. Mor. II * *luciaa* Tab. Mor. d) * *elatior* (Rosm. et Schult.) Malz.	β * *totiglabra* Tab. Mor.	a) * *subbrevis* (Malz.) T. Mor. com as **formas:** I * *obscura* Tab. Mor. II * *albula* Tab. Mor. b) *sesquialtera* (Brot.) sec. Tab. Mor. com as **formas:** I * *nigrescens* (Vasc.) ex Tab. Mor. II * *albobrevis* (Vasc. ex Tab Mor.	γ * *glabrata* (Malz.) Tab Mor.	b) * *turgida* Vav.	b) * *açoreana* Tab. Mor.	
Cariopses revestidas exclusas das glumas													δ * *nuda* (Haussk.) Malz.							

* Forma encontrada em Portugal.

* *Avena fatua* L.

Glumela inferior lanceolada
Cariopse revestida fusiforme, com até 2 mm. de espessura

fatua (L.) Thell.

variedades	subvariedades e formas
α * *pilosissima* S. F. Gray	a) *pilibarbis* Thell. b) * *scabrida* Malz. com as ***formas:*** I * *albescens* Hausskn. II * *nigrescens* Hausskn. c) *deserticola* Hausskn. d) * *parva* Tab. Mor. e) * *biflora* Tab. Mor. com as ***formas:*** I * *cinerascens* Hausskn. f) * *valdepilosa* (Malz.) T. Mor. g) *puberula* (Malz.) h) *scabriuscula* (Malz.) i) *villosa* (Malz.)
β * *intermedia* (Lestib.) Lej. et Court.	b) * *minima* Tab. Mor. c) *longispiculata* (Malz.) Tab. Mor. d) *sparsepilosa* (Malz.) Tab. Mor.
γ *glabrata* Peterm.	b) *longiflora* (Malz.) c) *glabripaleata* (Malz.) d) *flocculosa* Malz.
δ * *villis* (Wallr.) Hausskn.	b) *elongata* (Malz.) Tab. Mor. c) *glabrifolia* (Malz.) d) *glabella* (Malz.) e) *breviflora* (Malz.)

Glumela inferior ovado-lanceolada
Cariopse revestida suboval ou oblonga, com até 3 mm. de espessura

cultiformis Malz.

variedades	subvariedades
α *trichocarpa* Malz.	
β *oligotricha* Malz.	
γ *leiocarpa* Malz.	b) *aglossicos* Malz.
δ *pseudo-culta* Malz.	a) *americana* Malz. b) *patentissima* Malz. c) *pachycarpa* Malz. d) *crassiflora* Malz. e) *eucontracta* Malz. f) *subturgida* Malz. (4)

* *Avena sterilis* L.

Espiguetas 2-6-floras, com glumas de 30-50 mm. de comprimento

* **macrocarpa** (Moench) Briq.

variedades	subvariedades e formas
α * *setosissima* Malz. em. Tab. Mor.	a) * *maxima* (Perez-Lara) b) *scabriuscula* (Perez-Lara) c) *aprica* (Hausskn.) d) * *subulata* (Trab.) e) *setigera* (Malz.) Tab. Mor. f) * *trichomaxima* Tab. Mor. g) * *hirsutimaxima* Tab. Mor. h) * *glabrisetigera* Tab. Mor. com as ***formas:*** I * *fusca* Tab. Mor. II * *nigrescens* Tab. Mor. i) * *trichosubulada* Tab. Mor. j) * *subulatisetigera* Tab. Mor. k) *macrantha* (Malz.)
β *brevipila* Malz.	b) *armeniaca* (Malz.)
γ * *calvescens* Trab. et Thell.	b) *subcalvescens* (Malz.)
δ *calviflora* Malz.	

Espiguetas 2-floras, com glumas de ± 25 mm. de comprimento

* **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne

variedades	subvariedades
α * *typica* Malz.	a) *lasiathera* Thell. b) * *psilathera* Thell. c) *leiophylla* (Hausskn.) d) *hibernans* Malz e) * *subulifera* Thell. f) *micrantha* (Trab.) g) * *scabrimicrantha* Tab. Mor. h) * *nodipiloslusculata* Tab. Mor.
β * *subpubescens* Tab. Mor.	
γ *media* Malz.	b) *armeniaca* Malz.
δ *glabrescens* Dur.	b) *turkestanica* (Regel)
ε *glabriflora* Malz.	b) *basifixa* (Malz.) Tab. Mor.

* *Avena sativa* L.

Cariopses revestidas agudas ou longamente atenuadas e acuminadas, com a glumela inferior lanceolada

* **sativa** (L.) Tab. Mor.

variedades	subvariedades e formas
α * *pilosa* (Koelet) Tab. Mor.	b) * *pilifera* (Malz.) Tab. Mor. c) *piligera* (Malz.) Tab. Mor. d) *unilateralis* (Thell.) Tab. Mor. e) *homomalla* (Malz.) Tab. Mor
β *glabricalla* (Thell.) Tab. Mor.	
γ * *subpilosa* (Thell.) Tab. Mor.	com as ***formas:*** I * *pallida* Tab. Mor. II * *cinerea* Tab. Mor. III * *subpilifera* (Malz.) Tab. Mor. b) * *heteroclita* Tab. Mor. (3) c) * *subtransiens* Tab. Mor. d) * *gigantea* Tab. Mor.
δ *transiens* (Hausskn.) Tab. Mor.	
ε * *subuniflora* (Trab.) Malz.	b) *longipila* (Malz.) Tab. Mor. c) *glabriuscula* (Malz.) Tab. Mor. d) *kasanensis* (Vav.) Tab. Mor. (2)
ζ *brachytricha* (Thell.) Tab. Mor.	b) *spelticola* (Malz.) Tab. Mor. (2) c) *asiatica* (Vav.) Tab. Mor. d) *iranica* (Vav.) Tab. Mor. e) *subglabra* (Malz.) Tab. Mor. f) *speltiformis* (Vav.) Tab. Mor. (2) g) *subcallosa* Tab. Mor.
η *glaberrima* (Thell.) Tab. Mor.	b) *contracta* (Neilreich) c) *eligulata* (Vav.) Tab. Mor. d) *calva* (Malz.) Tab. Mor. e) *glabra* (Malz.) Tab. Mor. f) *pilosiuscula* (Vav.) Tab. Mor. g) *secunda* (Malz.) Tab. Mor. h) *pseudo-ligulata* (Malz.) Tab. Mor.
θ *sinensis* (Fisch.) Tab. Mor.	b) *nudata* (Malz.) Tab. Mor c) *decorticata* (Malz.) Tab. Mor. d) *mongolica* Pissarev e) *cultnaris* (Alef.) Tab. Mor.

Cariopses revestidas obtusas, subovais ou oblongas, com a glumela inferior ovado lanceolada

* **praegravis** Krause

variedades	subvariedades
α *polytricha* (Malz.) Tab. Mor.	
β * *major* Tab. Mor.	
ι *macrotricha* (Malz.) Tab. Mor.	b) *norvegica* (Malz. Tab. Mor. c) *arundinacea* (Schinz.) Tab. Mor. (4)
κ *microtricha* (Malz.) Tab. Mor.	
ε * *leiantha* (Malz.) Tab. Mor.	b) *turgida* (Eriks.) Tab. Mor. c) *subeligulata* (Malz.) Tab. Mor.
ζ *grandiuscula* (Malz.) Tab. Mor	b) *affinis* (Koernicke) Tab. Mor.

* *Avena byzantina* Koch

Espiguetas 3-4-floras e glumela inferior de ± 25 mm.

byzantina (Koch) Tab. Mor.

variedades	subvariedades
α * *saltita* (Hausskn.) Tab. Mor.	b) *solidiflora* (Malz.) Tab. Mor.
β *induta* (Thell.) Tab. Mor.	b) *segetalis* (Bianca) Tab. Mor. c) *secunda* (Malz.) Tab. Mor. d) *pilostuscula* (Malz.) Tab. Mor.
γ *macrotricha* (Malz.) Tab. Mor.	a) *pseudovillis* (Hausskn.) Tab. Mor. b) *hypomelanathera* (Hack.) Tab. Mor. c) *biaristata* (Hack.) Tab. Mor. d) *culta* (Trab.) Tab. Mor. e) *soldissima* (Thell.) Tab. Mor. f) *aspetata* (Malz.) Tab. Mor. g) *laevigata* (Malz.) Tab. Mor. h) *diathera* (Malz.) Tab. Mor. i) *subculta* (Malz.) Tab. Mor.
δ *brachytricha* (Thell.) Tab. Mor.	
ε *hypatricha* (Thell.) Tab. Mor.	
ζ *denudata* (Hausskn.) Tab. Mor.	

Espiguetas 2-floras e glumela inferior de ± 20 mm.

* **pseudo-sativa** (Trab.) Tab. Mor.

variedades	subvariedades
α *subsolida* (Malz.) Tab. Mor.	
β * *transietissima* (Thell.) Tab. Mor.	
γ *Thellungiana* (Malz.) em. Tab. Mor.	

Espécies

Subespécies

Grupos infrasubespecíficos

Pêlos do calo:	Glumelas inferiores de pelo menos as 1.ª e 2.ª flores muito hirsutas	Cariopses revestidas inclusas nas glumas
com 3-5 mm.		
com 1-2 mm.		
ausentes		
com 3-5 mm.	Glumela inf. da 1.ª flor um tanto hirsuta, às vezes com raros pêlos apenas junto à inserção da arista, outras vezes também com raros pêlos na glumela inf. da 2.ª flor	Glumelas inferiores glabras
com 1-2 mm.		
ausentes		Cariopses revestidas exclusas das glumas

(1) articulação na base da 2.ª flor. (2) Sem pseudo-articulação na base da 2.ª flor. (3) Pseudo-articulação basilar da espigueta inclinada a 45°. (4) Ambas as flores aristadas. * Forma encontrada em Portugal.

QUADRO II

Avena sterilis L. s. amp.,
Avena fatua L. s. amp. e *Avena strigosa* Schreb. s. amp.
segundo Malzev

AVENA STERILIS L. SENSU AMPLO

Espiguetas só articuladas na base; plantas espontâneas ou subspontâneas

Colmos com nós pubescentes

Subespécies: **tricophylla** (Koch em. Haussken.) Malz.

variedades:
- α *setigera* Malz.
- β *subcalvescens* Malz.

Colmos com nós glabros

Espiguetas grandes, 3-5-floras. Glumas de 30-50 mm. Flores inferiores com a glumela inferior de 25-40 mm.

Subespécies: **macrocarpa** (Moench) Briq.

variedades:
- α *setosissima* Malz.
- β *calvescens* Trab. et Thell.
- γ *brevipila* Malz.
- δ *calviflora* Malz.

subvariedades:
- a) *maxima* (Perez-Lara)
- b) *scabriuscula* (Perez Lara)
- c) *aprica* (Haussk.)
- d) *subulata* (Trab.)

Espiguetas majusculas, freqüentemente 2-floras, raro 3-floras. Glumas de 25-30 mm. Flores inferiores com a glumela inferior de 20-25 mm.

Subespécies: **Ludoviciana** (Dur.) Gillet et Magne

variedades:
- α *typica* Malz.
- β *glabrescens* Dur.
- γ *media* Malz.
- δ *glabriflora* Malz.

subvariedades:
- a) *lasiathera* Thell.
- b) *psilathera* Thell.
- c) *leiophylla* (Haussk.)
- d) *hibernans* Malz.
- e) *subulifera* Thell.
- f) *micrantha* (Trab.)
- g) *macrantha* Malz.
- b) *turkestanica* (Regel)
- b) *armeniaca* Malz.

Cariopses envolucradas

Pêlos do calo com 3-5 mm.
- Glumela inferior muito hirsuta
- Glumela inferior glabra

Pêlos do calo com 1-2 mm.
- Glumela inferior um tanto hirsuta
- Glumela inferior glabra

Sem pêlos no calo
- Glumela inferior glabra

Cariopses nuas

Espiguetas sem qualquer articulação; plantas cultivadas

Colmos com nós pubescentes

Subespécies: **nodipubescens** Malz.

variedades:
- α *solidiflora* Malz.
- β *longiseta* Malz.

subvariedades:
- b) *pilosiuscula* Malz.
- a) *asperata* Malz.
- b) *laevigata* Malz.
- c) *diathera* Malz.
- d) *subculta* Malz.

Colmos com nós glabros

Espiguetas maiores, 3-4-floras. Glumas com ± 30 mm. Flores inf. com glumela inf. de 25 mm. Panícula curta, pauciflora

Subespécies: **byzantina** (Koch) Thell.

variedades:
- α *solida* (Haussk.) Malz.
- β *macrotricha* Malz.
- γ *brachytricha* Thell.
- δ *hypatricha* Thell.
- *Proles denudata* (Haussk.) Malz

subvariedades:
- b) *segetalis* (Bianca)
- c) *secunda* Malz.
- d) *induta* Thell.
- a) *pseudovillis* (Haussk.)
- b) *hypomelanathera* (Thell.)
- c) *biaristata* (Hack.) Thell.
- d) *culta* Thell.
- e) *solidissima* Thell.

Espiguetas menores, 2 floras. Glumas com ± 25 mm. Flores inf. com glu.la inf. de 20 mm. Panícula alongada, multiflora

Subespécies: **pseudo-sativa** Thell.

variedades:
- α *subsolida* Malz.
- β *Thellungiana* Malz.

subvariedades:
- b) *transtetissima* Thell.

AVENA FATUA L.

Flores tôdas, raríssimas vezes só a inferior, desarticuláveis com a raquila; plantas espontâneas ou subspontâneas

Glumas até 30 mm. Glumela inf. até 25 mm.

Subespécies: **meridionalis** Malz.

variedades:
- α *grandis* Malz.
- β *longiflora* Malz.
- γ *longispiculata* Malz.
- δ *elongata* Malz.

subvariedades:
- a) *puberula* Malz.
- b) *scabriuscula* Malz.
- c) *villosa* Malz.
- b) *glabrifolia* Malz.

Glumas até 25 mm.; glumela inferior até 20 mm.

Colmos com nós pubescentes

Subespécies: **septentrionalis** Malz.

variedades:
- α *valdepilosa* Malz.
- β *glabripaleata* Malz
- ι *sparsepilosa* Malz.
- δ *glabella* Malz.

subvariedades:
- b) *breviflora* Malz.

Colmos com nós glabros

Glumela inf. lanceolada; cariopse envolucrada fusiforme com 1,5-2 mm. de espessura; bainhas das folhas inferiores pubescentes

Subespécies: **fatua** (L.) Thell.

variedades:
- α *pilosissima* S. F. Gray
- β *glabrata* Peterm.
- γ *intermedia* (Lestib.) Lej. et Court.
- δ *vilis* (Wallr.) Haussk.

subvariedades:
- a) *pilibarbis* Thell.
- b) *scabrida* Malz.
- c) *desertícola* (Haussk.)
- b) *flocculosa* Malz.
- b) *basifixa* Malz.

Glumela inf. ovado-lanceolada; cariopse envolucrada suboval ou oblongi com 2-3 mm. de espessura; bainhas das folhas glabras

Subespécies: **cultiformis** Malz.

variedades:
- α *trichocarpa* Malz.
- β *leiocarpa* Malz.
- γ *oligotricha* Malz.
- δ *pseudo-culta* Malz.

subvariedades:
- b) *aglossos* Malz
- a) [illegible] alz.
- b) [illegible] Malz.
- c) [illegible] Malz.
- d) [illegible] alz.
- e) [illegible] Malz.
- f) [illegible] alz.

SENSU AMPLO

AVENA STRIGOSA SCHREB. SENSU AMPLO (1)

Flores não articuladas com a raquila, separáveis por fractura; plantas cultivadas

Glumas alongadas com 30 mm.

macrantha (Hack.) Malz.

variedades	subvariedades
α *pilifera* Malz.	b) *subpilifera* Malz. c) *homomalla* Maiz.
β *longipila* Malz.	
γ *asiatica* (Vav.) Malz.	b) *iranica* (Vav.) Malz.
δ *calva* Malz.	
Prole nudata Malz.	

Glumas até 25 mm.

Colmos com nós pubescentes

nodipilosa Malz.

variedades	subvariedades
α *piligera* Malz.	
β *glabriuscula* Malz.	b) *kasanensis* Vav.
γ *subglabra* Malz.	b) *speltiformis* Vav.
δ *glabra* Malz.	b) *pilosiuscula* Vav. c) *secunda* Malz. d) *pseudo-ligulata* Malz.
Prole decorticata Malz.	b) *mongolica* Pissarev

Colmos com nós glabros

Glumela inf. lanceolada
Cariopse envolucrada fusiforme
Cariopse nua com 8 mm. de comprimento

sativa (L.) Thell.

variedades	subvariedades
α *pilosa* (Koeler) Malz.	b) *subpilosa* Thell c) *glabricalla* Thell. d) *unilateralis* Thell.
β *subuniflora* (Trab.) Malz.	
γ *brachytricha* (Thell.) Malz.	b) *spelticola* Malz. c) *pseudo-transiens* Thell.
δ *glaberrima* (Thell.) Malz.	b) *contracta* (Neilreich) c) *eligulata* (Vav.) Malz
Prole chinensis (Fisch.) Malz.	b) *culinaris* (Alef.) Malz.

Glumela inf. ovado-lanceolada
Cariopse envolucrada subovai ou oblonga, engrossada
Cariopse nua c/ 10-11 mm. de comp

praegravis (Krause) Malz.

variedades	subvariedades
α *polytricha* Malz.	
β *macrotricha* Malz.	b) *norvegica* Malz. c) *arundinacea* Schur.
γ *microtricha* Malz.	
δ *leiantha* Malz.	b) *turgida* Eriks. c) *subeligulata* Malz.
Prole grandiuscula Malz.	b) *affinis* Körnicke

Flores tôdas articuladas, por isso facilmente caducas; plantas espontâneas ou subspontâneas

Glumela inferior terminada por 2 arístulas setiformes

Sem dentes laterais no ápice

barbata (Pott) Thell.

variedades	subvariedades
α *typica* Malz.	a) *triflora* Trab. b) *genuina* Asch. et Graeb. c) *atherantha* (Presl. em. Koch) Malz.
β *subtypica* Malz.	

Com 1 dente lateral no ápice e a cicatriz do calo oblongo-linear

hirtula (Lag.) Malz.

subvariedades
a) *minor* (Lange) Malz. b) *glabrifolia* Malz. c) *pseudo-strigosa* Malz. d) *aristulata* Malz.

Com 2 dentes laterais no ápice e a cicatriz do calo subovada ou suborbicular

Arístulas com 8-6 mm.

Wiestii (Steud.) Thell

subvariedades
a) *deserticola* Malz. b) *caspica* (Hausskn.) Malz.

Arístulas com 1 mm.

Vaviloviana Malz.

variedades
α *pseudo-abyssinica* (Thell.) Malz
β *glabra* (Hausskn.) Malz.
γ *pilosiuscula* (Thell.) Malz.
δ *intercedens* (Thell.) Malz.

Flores não articuladas, só separáveis por fractura das raquilas

Glumela inf. com ápice 2 aristulado, às vezes com um 1 dente lateral; aristulas das glumelas excedendo ou igualando as glumas

Glumas com 15-20 mm.

strigosa (Schreb.) Thell.

variedades	subvariedades
α *solida* (Hausskn.) Malz	b) *tricholepis* (Holmberg)
β *subpilosa* Malz.	b) *orcadensis* (Marq.) Thell.
γ *glabrescens* (Marq.) Thell.	b) *unilateralis* Malz. c) *sesquialtera* (Brot.) Hack. d) *elatior* (Roem. et Schult.) e) *subbrevis* Malz. f) *uniflora* (Parl.) Malz.
Prole nuda (L.) Hausskn.	

Glumas com 12 mm.

Prole brevis (Roth) Thell.

variedades	subvariedades
trichophora Malz.	
β *semiglabra* Malz.	
γ *glabrata* Malz.	b) *turgida* Vav.

Glumela inf. com ápice 2-denticulado 2-aristulado e as arístulas das glumelas mais curtas do que as glumas

abyssinica (Hochst.) Thell.

variedades
α *solidiflora* (Thell.) Malz
β *subglaberrima* Malz.
glaberrima Chiovenda

Subespécies

Glumela inferior muito hirsuta	Pêlos do calo com 3-5 mm.	Cariopses envolueradas
Glumela inferior glabra		
Glumela inferior um tanto hirsuta	Pêlos do calo com 1-2 mm.	
Glumela inferior glabra		
Glumela inferior glabra	Sem pêlos no calo	
Cariopses nuas		

(1) Para esta espécie o caracter do tamanho dos pêlos do calo, a sua presença ou ausência são variáveis ou mal definidos; tome-se por isso só o caracter da pubescência ou glabricidade das glumelas.

QUADRO III

Combinações fenotípicas geradoras dos grupos infraespecíficos da *A. sterilis* L.

Caracteres assinalados com +	Glu.las pubescentes superiormente	Pêlos do calo compridos	Aristas pubescentes	Glu.las muito hirsutas no dorso	Glu.las esparsamente hirsutas no dorso	Glu.las negras	Glumas grandes	Glu.las assoveladas	Bainhas pubescentes	Nós pubescentes
1. Subsp. **macrocarpa**										
α. var. *setosissima*										
subvar.:										
maxima	+	+	+	+		+	+	−	−	−
subulata	−	+	−	+		+	−	+	−	−
trichomaxima	+	+	+	+		+	+	+	−	+
hirsutimaxima	+	+	+	+		−	+	+	+	+
glabrisetigera										
formas:										
fusca	−	+	−	+		−	−	−	−	+
nigrescens	−	+	−	+		+	−	−	−	+
trichosubulata	−	+	−	+		+	−	+	+	+
subulatisetigera	+	+	−	+		+	−	+	−	+
β. var. *calvescens*	−	+	−	−		−	−	−	−	−
2. Subsp. × **Ludoviciana**										
α. var. *typica*										
subvar.:										
psilathera	−	+	−	+		+		−	+	−
subulifera	−	+	−	+		+		−	+	+
scabrimicrantha	−	+	−	+		+		−	−	−
nodipilosiuscula	−	+	−	+		+		−	−	+
β. var. *subpubescens*	−	+	−		+	+		−	−	−

Caracteres assinalados com —	Glu.las glabras superiormente	Pêlos do calo curtos	Aristas glabras	Glu.las glabras no dorso	Glu.las acinzentadas	Glumas médias	Glumas pequenas	Glu.las não assoveladas	Bainhas glabras	Nós glabros

QUADRO IV

Avena fatua L. s. amplo

Resumo dos caracteres que definem as subespécies indicadas em MALZEV

Caracteres	subsp. *macrantha* (Hack.) Malz.	subsp. *sativa* (L.) Thell.	subsp. *prægravis* (Krause) Malz.	subsp. *nodipilosa* Malz.
Colmos	ascendentes, por vezes declinados	erectos ou suberectos	erectos	erectos ou suberectos
Nós	glabros, raro pubescentes	sempre glabros	sempre glabros	sempre pubescentes
Fôlhas	glabras	glabras	glabras	glabras
Panícula	alongada, subunilateral, raro unilateral	patente, subcontraída ou subunilateral, às vezes contraída ou unilateral	patente, subcontraída ou subunilateral, às vezes contraída ou unilateral	patente, raro subcontraída ou subunilateral, às vezes unilateral
Espiguetas	2–3–floras	2–3–floras, raro 1–floras	grossas, 2–3–floras	2–3–floras
Glumas	c. 30 mm.	até 25 mm.	até 25 mm.	até 25 mm.
Ráquis	glabro	glabro ou subglabro	glabro	glabro ou glabriúsculo
Glumela inf.	20–25 mm.	c. 20 mm.	20 mm., ovado-lanceolada	c. 20 mm.
Arista	geniculada, encurvada ou quási recta, ou nula	geniculada, encurvada ou quási recta ou nula	geniculada, encurvada, quási recta ou nula	geniculada, pouco encurvada, quási recta ou nula
Glumela sup.	mais ou menos livre	mais ou menos coberta	freqüentemente descoberta, às vezes livre no ápice.	mais ou menos coberta
Cariopse envolucrada	fusiforme, longamente atenuada no ápice e acuminada c. 25×2,5 ×2 mm.	fusiforme, aguda no ápice, c. 20 mm., 2 mm. larga e 1,5–2 mm. de espessura	suboval ou oblonga, espessada, às vezes com o dorso muito convexo e o ápice obtuso, c. 14–20 mm. ×2–3 mm ×2–3 mm.	fusiforme, aguda no ápice, c. 20 mm. × 1,5–2 mm.

QUADRO V

Avena strigosa Schreb. s. amp.

Resumo dos caracteres que definem as subespécies indicadas em MALZEV

Caracteres	subsp. *barbata* (Pott) Thell.	subsp. *hirtula* (Lag.) Malz.	subsp. *Wiestii* (Steud.) Thell.	subsp. *Vavilo-viana* Malz.
Colmos	geniculados, ascendentes, raro suberectos, às vezes cespitosos	geniculados, ascendentes ou suberectos, às vezes cespitosos	geniculados, ascendentes, raro suberectos, cespitosos	suberectos, não cespitosos
Bainha e limbo das fôlhas	ordinàriamente ciliado-pubescentes	ciliado-pubescentes ou glabros	molemente pubescentes	pubescentes só as inferiores
Panícula	mais ou menos patente ou subunilateral	patente, subcontraída ou subunilateral, raras vezes unilateral	subcontraída, raro subunilateral ou unilateral	patente
Número de flores por espigueta	2-3 (4)	2-3	2	2-3
Comprimento das glumas	15-30 mm.	15-25 mm.	15-25 mm.	20-25 mm.
Nervuras das glumas	9-10	7-9	7 (8)	7-8
Relação do comprimento entre as glu.las aristuladas e as glumas	glumelas pouco menores	glumelas excedentes	glumelas mais pequenas	glumelas mais pequenas
Aristas	geniculadas, em tôdas as flores	geniculadas, em tôdas as flores, excepto, às vezes, a superior	geniculadas, em tôdas as flores	geniculadas, em tôdas as flores
Cicatriz do calo	oblonga	oblongo-linear	subovada	subovada ou subor-bicular
Comprimento dos pêlos da coroa do calo	3-5 mm.			1-5 mm.
Raquila	pilosíssima	pilosíssima	pilosa	pilosa
Pêlos das glumelas	abundantes ou ausentes	abundantes	abundantes	abundantes, raros ou ausentes
Comprimento das arístulas	5 mm.	até 12 mm.	até 6 mm.	±1 mm.
Dentes laterais apicais nas glumelas inferiores	sem dentes	com 1	com 2	com 2
Cromosomas	28	14	28	28

QUADROS III, IV, V